

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ ТТУ  
TRANSACTIONS OF THE TARTU  
STATE UNIVERSITY



ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ  
PAPERS ON BOTANY

9★

Pet. A-169

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED  
УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ  
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
TRANSACTIONS OF THE TARTU STATE UNIVERSITY

ALUSTATUD 1893. a.

VIIRIK 268 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ В 1893 Г.

---

**БОТААНИКА-АЛАСЕД ТÖÖД**  
**ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ**  
**PAPERS ON BOTANY**  
**9.**

TARTU 1970

*P*  
**Tartu Riikliku Ülikooli  
Raamatukogu**

58028

ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ, 9

На русском и английском языках

Тартуский государственный университет  
ЭССР, г. Тарту, ул. Уликооли, 18

Ответственный редактор Х. Трасс

Корректоры В. Касаткин и Л. Мячикова

Ротапринт ТГУ 1970 г. Сдано в печать 30.VI 1970 г.  
Печ. листов 25, 38 + 46 вклеек. Учетно-издат. листов  
19,9. Тираж 700 экз. Бумага 30x45 1/4 MB 04176.  
Зак. № 517

Цена 2 руб. 70 коп.

2 - 8

### ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящем выпуске "Трудов по ботанике" печатаются работы сотрудников кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета по проблемам изучения низших растений. В статьях отражаются результаты сотрудников кафедры за последние пять лет по изучению систематики, биологии, экологии и географии лишайников, водорослей и грибов. В сборник помещена и одна микологическая статья сотрудника Института зоологии и ботаники АН ЭССР А. Райтвийра.

Х. Х. Трасс  
Редактор "Трудов по ботанике"

### PREFACE

The present issue of the series "Papers on Botany" contains articles by members of the Department of Plant Taxonomy and Ecology of Tartu State University. The papers reflect the research work conducted by the Department during the past five years on taxonomy, biology, ecology and geography of lichens, fungi and algae. The collection also includes an article in the field of mycology by A. Raitviir (Institute of Botany and Zoology, Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.).

H. Trass  
Editor of "Papers on Botany"



Х. Х. ТРАСС

Э Л Е М Е Н Т Ы   И   Р А З В И Т И Е  
Л И Х Е Н О Ф Л О Р Ы   Э С Т О Н И И

I. ВВЕДЕНИЕ

Изучения лишенофлоры Эстонии продолжается уже свыше ста лет. В течение этого времени на основе обширных коллекций и многих работ Бруттана, Меремжовского, Васмута, Рязанова, а в последнее время лишенологов кафедры систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета /Трасс, Пийн, Сымермаа, Мартин и др./ довольно подробно изучен видовой состав флоры лишайников Эстонии. Это позволило автору настоящего исследования составить обобщающий труд о составе, географии и развитии лишенофлоры Эстонии, а также дать первоначальную классификацию лишеносинузий растительности Эстонии /Трасс, 1967, рукопись/. В отмеченной рукописной монографии дается полный систематический обзор лишенофлоры Эстонии, и приводятся карты местонахождений всех 677 видов, известных на территории республики /состоянием на I.I 1967/. Ввиду большого объема этой моно-

графии /3 тома, 900 страниц машинописи, 134 рисунка, II таблиц, 485 карт/ она не может быть издана в печати в виде цельной работы. Поэтому было решено издать ее в виде отдельных /2-3/ работ, первой из которых является настоящая, посвященная географическому и генетическому анализу флоры.

Первым условием для географического и генетического анализа какой-либо флоры является достаточно полно изученный видовой состав флоры. Для выяснения видowego состава лишенофлоры Эстонии были использованы все соответствующие литературные источники и гербарные материалы, собранные в Эстонии и сохраняющиеся в различных гербариях - при кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета /ТУ/<sup>x/</sup>, при Институте зоологии и ботаники АН ЭССР /ТАА/, при музее природы в Таллине /ТАЛ/, при кафедре ботаники Латвийского государственного университета /ВЛГ/, при Ботаническом институте им. В. Д. Комарова АН СССР /Ле/, при кафедре высших растений Казанского государственного университета /КАЗ/, при Институте ботаники Хельсинкского университета /Финляндия; Н/, при Институте Лесоведения Хельсинкского университета /НФР/, при Институте ботаники Туркуского университета /Финляндия; тур/, при Институте биологии растений Упсалаского университета /Швеция; UPSV/, при отделе ботаники Государственного Музея в Стокгольме /S/. В этих учреждениях, кроме двух последних, автор работал лично.

Сам автор начал планомерно заниматься лишенологией с

---

<sup>x/</sup> Сокращения названий учреждений по Ланжу и Стафле /Lanjouw, Stafleu, 1964/.

1946 г. В течение двадцати лет нами посещены все районы Эстонии и собрано более 25 тысячи экземпляров лишайников. Суммарный объем обработанного материала - более 45 тысяч гербарных экземпляров. Кроме этого, для сбора сравнительного материала /особенно лишеногеографических данных/ были организованы экспедиции в другие республики и области СССР - в Карелию, на Кольский полуостров, в Латвийскую и Литовскую ССР, в Калининградскую область, на Кавказ, в Казахстан, на Камчатку, на Таймыр и др.

Мы считаем своей приятной обязанностью выразить свою глубокую благодарность многим специалистам так или иначе оказавшим нам помощь при доставке и обработке материала или обсуждении отдельных частей настоящей работы.

Неоценимую помощь оказали нам: проф. В. П. Савич /БИН/, канд. биол. н. К. А. Рассадина /БИН/, канд. биол. н. Н. С. Голубкова /БИН/, академик М. П. Томин /Минск/, проф. А. Н. Окснер /ИБ АН УССР/, д-р биол. н. М. Ф. Макаревич /ИБ АН УССР/, д-р Т. Ахти /Хельсинкинский ун-т, Финляндия/, д-р Л. Кальберсон /университет Дюк, США/, д-р М. Дэмо /университет Харвард, США/.

Особенную благодарность мы приносим коллективу кафедры систематики растений и геоботаники ТГУ, в дружной семье которой были пережиты все радости и тяжести в процессе составления настоящей работы.

## 2. СПИСОК ВИДОВ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЭСТОНИИ

Как указано, лихенофлора Эстонии состоит /состоянием на I.I 1967 <sup>х/</sup>/ из 677 видов. В отношении достоверности произрастания этих видов на территории Эстонии в настоящее время их можно подразделить на 3 группы: 1/ виды, которые приводятся в работах авторов прошлого и начала текущего столетия /Дитрих, Брунтан, Мережковский и др./ и от которых не сохранилось /или автору не удалось обнаружить/ соответствующих гербарных образцов /47 видов/; мы все же включили их в список лишайников Эстонии, исключая только те, которые являются явно ошибочно определенными и произрастание которых в свете современных данных их распространения на территории Эстонии невозможно предполагать; 2/ виды, которые приводятся для Эстонии различными авторами, в отношении которых сохранились гербарные материалы /и таким образом автор мог проверить правильность их определения/, но которые в последнее время /с 1946 г./ ни автором, ни другими лихенологами в Эстонии не обнаружены /139 видов/; 3/ остальные виды /497/ найдены в Эстонии в последнее время и таким образом несомненно произрастают в современной флоре нашей территории.

В нижеследующем мы приводим список видов лихенофлоры Эстонии. Для каждого вида приводится известное нам количество местонахождений и сокращенно название элемента или суб-

<sup>х/</sup> В последние годы в лихенофлоре Эстонии обнаружены некоторые новые виды, но они в настоящий список не включены.

элемента, к которому принадлежит вид. У 40 видов их принадлежность к географическому элементу осталось неопределенной.

Приняты следующие сокращения названий элементов и суб-элементов:

<b>Ае</b>	-	эварктоальпийский
<b>Ао</b>	-	омниарктоальпийский
<b>Ве</b>	-	эвбореальный
<b>Вп</b>	-	нотобореальный
<b>Не</b>	-	эвгипоарктомонтанный
<b>Но</b>	-	омнигипоарктомонтанный
<b>Нол</b>	-	голарктический
<b>Ке</b>	-	эвксероконтинентальный
<b>Ко</b>	-	омниксероконтинентальный
<b>Medp</b>	-	псевдомедитерранский
<b>Meds</b>	-	субмедитерранский
<b>Ме</b>	-	эвмонтанный
<b>Мо</b>	-	омнимонтанный
<b>Ms</b>	-	субмонтанный
<b>Mul</b>	-	мультирегиональный
<b>Не</b>	-	эвнеморальный
<b>Но</b>	-	омнинеморальный
<b>Oh</b>	-	голарктический субокеанический
<b>Om</b>	-	мультирегиональный субокеанический.



Acarospora Massal.

- cervina* Massal. - 3, Ke  
*fuscata* (Nyl.) Arn. - 5, Hol  
*glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb. - 4, Hol  
*heppii* (Naeg.) Koerb. - 2, Be  
*insolata* Magn. - 1, Be  
*macrospora* (Hepp) Bagl. - 1, Be  
*oligospora* (Nyl.) Arn. - 1, Bn  
*sinopica* (Wahlenb.) Koerb. - 1, He  
*smaragdula* (Wahlenb.) Massal. - 1, He  
*veronensis* Massal. - 1, Hol

Acrocordia Massal.

- alba* (Schrad.) B. de Lesd. - 6, No  
*conoidea* (Fr.) Koerb. - 1, Mo  
*glauca* Koerb. - 1, ?  
*sphaeroides* (Wallr.) Arn. - 1, Ne

Alectoria Ach.

- bicolor* (Ehrh.) Nyl. - 1, Om  
*chalybeiformis* (L.) Röhl. - 32, Be  
*implexa* (Hoffm.) Nyl. - 58, Be  
*jubata* (L.) Ach. - 46, Hol  
*sarmentosa* (Ach.) Ach. - 1, Hol

Amphoridium Massal.

- calcisedum* (DC.) Serv. - 1, Medp  
*dolomiticum* Massal. - 1, Hol

Anaptychia Koerb.

- ciliaris* (L.) Koerb. - 70, No  
*melanosticta* (Ach.) Trass - 8, Oh

*speciosa* (Wulf.) Massal. - 1, No

Arthonia Ach.

*dispersa* (Schrad.) Nyl. - 3, No

*leucopellaea* (Ach.) Alm. - 9, Ne

*lurida* Ach. - 1, Hol

*mediella* Nyl. - 1, Be

*patellulata* Nyl. - 1, Be

*punctiformis* Ach. - 11, Ne

*radiata* (Pers.) Ach. - 16, No

Arthopyrenia Massal.

*cinereopruinosa* (Schaer.) Koerb. - 1, Ne

*grisea* (Schleich.) Koerb. - 1, Ne

*punctiformis* (Pers.) Massal. - 3, No

*rhyponia* (Ach.) Massal. - 1, Ne

Aspicilia Massal.

*caesiocalbicans* (Zahlbr.) Trass - 1, ?

*caesiocinerea* (Nyl.) Arn. - 1, He

*calcarea* (L.) Mudd - 14, Hol

*cinerea* (L.) Koerb. - 22, Hol

*cinereorufescens* (Ach.) Massal. - 2, Ae

*contorta* (Hoffm.) Krempelh. - 1, Hol

*farinosa* (Flk.) Arn. - 1, Meds

*gibbosa* (Ach.) Koerb. - 3, Bn

*hoffmannii* (Ach.) Flag. - 12, Medp

*mutabilis* (Ach.) Koerb. - 1, Be

*obscurata* (Fr.) Arn. - 1, Be

*prevostii* (Duby) Anzi - 1, Be

*verrucigera* Hue - 1, Be

verrucosa Ach. - 1, He

Bacidia DNot.

accedens (Arn.) Lett. - 1, Be

arceutina (Ach.) Rehm et Arn. - 1, Be

arnoldiana Koerb. - 1, Be

atrogrisea (Del.) Koerb. - 1, Mul

calcarella (Nyl.) Zahlbr. - 2, ?

chlorococca (Graewe) Sandst. - 1, Be

citrinella (Ach.) Deichm. Br. et Rostr. - 1, Be

fuscourubella (Hoffm.) Bausch - 4, No

fuscoviridis (Anzi) Lett. - 1, ?

herbarum (Hepp) Arn. - 1, Be

incompta (Borr.) Anzi - 1, No

luteola (Schrad.) Mudd - 21, No

melaena (Nyl.) Zahlbr. - 2, Be

muscorum (Sw.) Mudd - 3, Hol

obscurata (Sommerf.) Zahlbr. - 6, Be

phacodes Koerb. - 1, ?

populorum (Massal.) Trevis. - 1, Hol

sabuletorum (Flk.) Lett. - 5, Mul

sphaeroides (Dicks.) Zahlbr. - 1, Be

subfuscula (Nyl.) Th. Fr. - 1, ?

umbrina (Ach.) Bausch - 3, Be

Baeomyces Pers.

carneus (Retz.) Flk. - 1, He

roseus Pers. - 15, Mul

rufus (Huds.) Rebent. - 16, Mul

Biaterella Th. Fr.

moriformis (Ach.) Th. Fr. - 1, Be

Blastenia Massal.

sinapisperma (Lam.) Massal. - 1, Ae

Buellia DNot.

alboatra (Hoffm.) Branth. - 11, Hol

badia (Fr.) Massal. - 1, Hol

disciformis (Fr.) Mudd - 13, Mul

epipolia (Ach.) Mong. - 3, Hol

griseovirens (Turn. et Borr.) Almb. - 20, Be

insignis (Naeg.) Th. Fr. - 3, He

lauricassiae (Feé) Müll. Arg. - 1, Mul

margaritacea (Sommerf.) Lynge - 6, Be

occulta (Leight.) Koerb. - 1, ?

punctata (Hoffm.) Massal. - 13, Mul

schaererii DNot. - 2, Be

venusta (Koerb.) Lett. - 1, Be

Calicium Pers.

abietinum Pers. - 14, Mul

adpersum Pers. - 1, No

alboatrum Flk. - 1, Ne

arenarium Hampe - 1, Oh

corynellum (Ach.) Ach. - 1, He

gracilis (Nadv.) Oxn. - 1, Me

lenticulare (Hoffm.) Ach. - 2, No

populneum De Brond. - 1, Ne

pusillum Flk. - 2, Ne

quercinum (Retz.) Pers. - 6, Ne

salicinum Pers. - 7, Mul

schaererii DNot. - 1, Me

subpusillum Vain. - 1, Ne  
subtile Pers. - 12, Mul  
trabinellum Ach. - 1, Mul  
viride Pers. - 23, Mul  
viridireagens Nadv. - 1, Me

Caloplaca Th. Fr.

agardhiana (Flot.) Flag. - 1, Ke  
aurantia (Pers.) Hellb. - 3, Meds  
aurantiaca (Lightf.) Th. Fr. - 30, Mul  
cerina (Ehrh.) Th. Fr. - 25, Mul  
cerinella (Nyl.) Flag. - 1, Ne  
chalybea (Fr.) Müll. Arg. - 3, Hol  
chlorina (Flot.) Lindau - 12, Hol  
citrina (Hoffm.) Th. Fr. - 14, Mul  
deciplens (Arn.) Jatta - 22, Hol  
elegans (Link) Th. Fr. - 1, Ao  
ferruginea (Huds.) Th. Fr. - 1, Mul  
flavovirescens (Wulf.) DT. et Sarnth. - 3, Mul  
lactea (Massal.) Zahlbr. - 2, Hol  
lallavei (Clem.) Flag. - 1, Meds  
marina Wedd. - 4, Oh  
murorum (Hoffm.) Th. Fr. - 12, Mul  
obliterans (Nyl.) Jatta - 1, Me  
pusilla (Trev.) Zahlbr. - 3, Mul  
pyracea (Ach.) Th. Fr. - 16, Mul  
rubelliana (Ach.) Loijka - 2, Medp  
scopularis (Nyl.) Lett. - 11, Oh  
stillicidiorum (Vahl) Lynge - 3, He



turneriana (Ach.) Oliv. - 1, ?  
variabilis (Pers.) Müll. Arg. - 4, Hol  
vitellinula (Nyl.) Oliv. - 21, Mul

Candelaria Massal.

concolor (Dicks.) Arn. - 21, No

Candelariella Müll. Arg.

aurella (Hoffm.) Zahlbr. - 4, Mul  
coralliza (Nyl.) Magn. - 6, Hol  
kuusamoensis Räs. - 1, Be  
reflexa (Nyl.) Lett. - 1, Ne  
vitellina (Ehrh.) Müll. Arg. - 22, Mul  
xanthostigma (Pers.) Lett. - 17, Ne

Catillaria (Ach.) Th. Fr.

atropurpurea (Schaer.) Th. Fr. - 4, Be  
bouteillei (Desm.) Zahlbr. - 1, Mul  
denigrata (Fr.) Boist. - 1, Be  
globulosa (Flk.) Th. Fr. - 2, Be  
graniformis (Hag.) Vain. - 2, Be  
griffithii (Sm.) Malme - 6, Be  
lenticularis (Ach.) Th. Fr. - 1, Ms  
leucoplaca (DC.) Massal. - 2, Ne  
minuta (Schaer.) Lett. - 1, Me  
nigroclavata (Nyl.) Schul. - 1, Bn  
prasina (Fr.) Th. Fr. - 1, Mul

Catocarpon Arn.

alpicola (Hepp) Arn. - 3, Ms  
badiostrum (Flk.) Arn. - 2, Mul  
hochstetteri (Koerb.) Trass - 2, He

polycarpum (Hepp) Stein. - 1, Bn

Cetraria (Ach.) Th. Fr.

alvarensis (Wahlenb.) Vain. - 8,

chlorophylla (Willd.) Vain. - 30, Bn

cucullata (Bell.) Ach. - 1, Ae

ericetorum Opiz - 35, Be

glauca (L.) Ach. - 67, Mul

hepatizon (Ach.) Vain. - 2, Ae

islandica (L.) Ach. - 66, Mul

juniperina (L.) Ach. - 36, He

nivalis (L.) Ach. - 37, Ae

pinastri (Scop.) Röhl. - 41, Be

sepincola (Ehrh.) Ach. - 23, Mul

Chaenotheca (Th. Fr.) Th. Fr.

brunneola (Ach.) Müll. Arg. - 5, Mul

carthusiae (Harm.) Lett. - 3, ?

chlorella (Ach.) Vain. - 5, Ne

chrysocephala (Turn.) Th. Fr. - 20, Mul

hispidula (Ach.) Zahlbr. - 3, ?

melanophaea (Ach.) Zwackh - 8, Be

schaereri (DNot.) Zahlbr. - 1, Be

stemonea (Ach.) Zwackh - 3, Be

trichialis (Ach.) Th. Fr. - 14, Be

Cladonia (Hill) Vain.

acuminata (Ach.) Norrl. - 25, He

alpestris (L.) Rabenh. - 35, Be

alpicola (Flot.) Vain. - 8, He

amaurocraea (Flk.) Schaer. - 2, He

*bacillaris* Nyl. - 22, Mul  
*bacilliformis* (Nyl.) Vain. - 26, Hol  
*botrytes* (Hag.) Willd. - 38, Bn  
*brevis* Sandst. - 1, Hol  
*caespiticia* (Pers.) Flk. - 9, Hol  
*cariosa* (Ach.) Spreng. - 56, Mul  
*carneola* (Wallr.) Fr. - 10, Bn  
*cenotea* (Ach.) Schaer. - 63, Hol  
*cervicornis* (Ach.) Flot. - 4, ?  
*chlorophaea* (Flk.) Spreng. - 71, Mul  
*coccifera* (L.) Willd. - 37, Mul  
*coniocraea* (Flk.) Sandst. - 40, Mul  
*convoluta* (Lam.) Cout. - 1, Meds  
*cornuta* (L.) Schaer. - 66, Mul  
*crispata* (Ach.) Flot. - 64, Mul  
*cyanipes* (Sommerf.) Vain. - 25, He  
*decorticata* (Flk.) Spreng. - 5, Ho  
*degenerans* (Flk.) Spreng. - 29, Mul  
*deformis* (L.) Hoffm. - 39, Ho  
*delicata* (Ehrh.) Flk. - 4, No  
*destricta* Nyl. - 4, Oh  
*digitata* (L.) Schaer. - 52, Mul  
*ecmocyna* (Ach.) Nyl. - 9, Ao  
*elongata* (Jacq.) Hoffm. - 7, Ao  
*fimbriata* (L.) Fr. - 65, Mul  
*flabelliformis* (Flk.) Vain. - 6, Bn  
*floerkeana* (Fr.) Sommerf. - 42, Mul  
*foliacea* (Huds.) Schaer. - 20, Ke

*furcata* (Huds.) Schrad. - 104, Mul  
*glauca* Flk. - 46, Be  
*gonecha* (Ach.) Asah. - 16, Be  
*gracilescens* (Flk.) Vain. - 1, Ao  
*gracilis* (L.) Willd. - 78, Mul  
*grayi* Merr. - 13, Hol  
*hungarica* (Arn.) Vain. - 28, Ke  
*impexa* Harm. - 13, Oh  
*incrassata* Flk. - 9, Hol  
*macilenta* (Hoffm.) Nyl. - 53, Mul  
*magyarica* Vain. - 1, Mul  
*mitis* Sandst. - 63, Mul  
*nemoxyna* (Ach.) Arn. - 14, Mul  
*ochrochlora* Flk. - 24, Mul  
*pityrea* (Flk.) Fr. - 2, Mul  
*pleurota* (Flk.) Schaer. - 25, Mul  
*pocillum* (Ach.) O. J. Rich. - 16, Ke  
*pyxidata* (L.) Fr. - 80, Mul  
*rangiferina* (L.) Web. - 71, Mul  
*rangiformis* Hoffm. - 24, Ke  
*scabriuscula* (Del.) Leight. - 18, Mul  
*squamosa* (Scop.) Hoffm. - 47, Mul  
*stricta* (Nyl.) Nyl. - 1, ?  
*subcervicornis* (Vain.) DR. - 3, Oh  
*subrangiformis* Sandst. - 11, Ke  
*subsquamosa* (Nyl.) Vain. - 1, Mo  
*subulata* (L.) Wigg. - 55, Mul  
*sylvatica* (L.) Rabenh. - 66, Hol

tenuis (Flk.) Harm. - 26, Oh  
turgida (Kara.) Moill. - 20, Mul  
uncialis (L.) Web. - 61, Mul  
verticillata (Hoffm.) Vain. - 34, Mul

Clavulinopsis van Ov.

vernalis (Schw.) Corner - 1, ?

Coenogonium Ehrenb.

nigrum (Huds.) Zahlbr. - 4, Ms

Collema Wigg.

auriculatum Hoffm. - 1, Hol  
bachmanianum (Fink) Degel. - 2, Hol  
crispum (Huds.) G. H. Web. - 4, Oh  
cristatum (L.) G. H. Web. - 16, Hol  
flaccidum (Ach.) Ach. - 4, Hol  
fluviatile (Huds.) Steud. - 2, Hol  
limosum (Ach.) Ach. - 1, Hol  
nigrescens (Huds.) DC. - 3, Oh  
occultatum Bagl. - 1, Hol  
polycarpon Hoffm. - 3, Ao  
subnigrescens Degel. - 1, Oh  
tenax (Sw.) Ach. em. Degel. - 10, Hol  
tunaeforme (Ach.) Ach. em. Degel. - 20, Hol  
undulatum Laur. - 3, He

Coniocybe Ach.

furfuracea (L.) Ach. - 16, Be  
hyalinella Nyl. - 1, Ne  
pallida (Pers.) Fr. - 5, Ne



Cornicularia (Schreb.) Hoffm.

aculeata (Schreb.) Ach. - 50, Bn

muricata (Ach.) Ach. - 14, Ms

Crocynia (Ach.) Massal.

membranacea (Dicks.) Zahlbr. - 10, Mul

neglecta (Nyl.) Hue - 3, Hol

Cyphelium Ach.

tigillare Ach. - 3, Bn

Dermatocarpon Eschw.

arnoldianum Degel. - 2, Be

fluviatile (Web.) Th. Fr. - 1, Mo

meiophyllum Vain. - 2, ?

miniaturum (L.) Mann - 5, Mul

Diploschistes Norm.

bryophiloides (Nyl.) Zahlbr. - 1, Be

bryophilus (Ehrh.) Zahlbr. - 9, Ke

clausus (Flot.) Zahlbr. - 1, Ke

scruposus (Schreb.) Norm. - 6, Mul

Endopyrenium Flot.

cinereum (Pers.) Oxn. - 3, Mul

hepaticum (Ach.) Koerb. - 2, Ko

rufescens (Ach.) Koerb. - 1, Mul

Evernia Ach.

furfuracea (L.) Mann - 71, Mul

prunastri (L.) Ach. - 85, Ne

Fulgensia Massal. et DNot.

bracteata (Hoffm.) Räs. - 15, Ao

fulgens (Sw.) Elenk. - 4, ke

Graphis Adans. em. Müll. Arg.

scripta (L.) Ach. - 37, Mul

Gyalecta Ach.

geocica (Wahlenb.) Ach. - 3, Ms

jenensis (Batsch) Zahlbr. - 6, Mul

ulmi (Sw.) Zahlbr. - 3, Ms

Haematomma Massal.

coccineum (Dicks.) Koerb. - 7, Ms

elatinum (Ach.) Massal. - 12, Ms

leiphaeum (Ach.) Zopf - 2, Be

porphyrium (Pers.) Zopf - 2, ?

ventosum (L.) Massal. - 2, Ao

Hypogynia (Nyl.) Räs.

bitteriana (Zahlbr.) Krog - 21, Be

duplicata (Sm.) Räs. - 5, Bn

physodes (L.) Räs. - 72, Mul

tubulosa (Schaer.) Krog - 40, Be

Icmadophila Trev.

ericetorum (L.) Zahlbr. - 33, Mo

Involucrothele Serv.

concinna (Borr.) Serv. - 1, Be

maculiformis (Krempelh.) Serv. - 1, Be

plumbea (Ach.) Serv. - 1, Ms

Lecanactis Eschw.

abietina (Ach.) Koerb. - 6, Hol

Lecania Massal.

cyrtella (Ach.) Th. Fr. - 10, Be

dimera (Nyl.) Th. Fr. - 2, Be

fuscella (Massal.) Koerb. - 2, Be  
koerberiana Lahm - 1, Ne  
turicensis (Hepp) Müll. Arg. - 1, Ms

Lecanora Ach.

albescens (Hoffm.) Flk. - 5, Mul  
allophana (Ach.) Nyl. - 36, Ne  
atra (Huds.) Ach. - 7, Mul  
atrynea (Ach.) Nyl. - 1, He  
atrynella Nyl. - 3, ?  
badia (Hoffm.) Ach. - 5, Ao  
bicincta Ram. - 1, ?  
cadubriae (Massal.) Hedl. - 1, Be  
campestris (Schrad.) Hue - 1, Hol  
carpineae (L.) Vain. - 31, No  
costeilleae (Ach.) Massal. - 9, Be  
cenisia Ach. - 7, He  
chlarona (Ach.) Nyl. - 21, Bn  
chlarotera Nyl. - 15, Ne  
coilocarpa (Ach.) Nyl. - 36, Be  
conferta (Duby) Grog. - 1, ?  
conizaea (Ach.) Nyl. - 3, Be  
crenulata (Dicks.) Hook. - 24, Hol  
dispersa (Pers.) Röhl. - 10, Mul  
distanis (Pers.) Nyl. - 13, Be  
epibryon Ach. - 1, Ao  
expallens Ach. - 1, Ne  
glabrata (Ach.) Malme - 1, Ne  
hageni (Ach.) Ach. - 7, Hol

*helicopsis* (Wahlenb.) Ach. - 4, Oh  
*hypopta* (Ach.) Vain. - 1, He  
*intricata* (Schrad.) Ach. - 2, Ao  
*intumescens* (Rebent) Rabenh. - 3, Ne  
*leptyrodes* (Nyl.) Nilss. - 2, Ne  
*lithophila* (Wallr.) Oxn. - 1, ?  
*nephaea* Sommerf. - 1, ?  
*pallida* (Schreb.) Rabenh. - 8, No  
*pinastri* (Schaer.) Magn. - 13, Be  
*piniperda* Koerb. - 3, Be  
*polytropa* (Ehrh.) Rabenh. - 4, Bn  
*rupicola* (L.) Zahlbr. - 20, Mul  
*saligna* (Schrad.) Zahlbr. - 3, Be  
*sambuci* (Pers.) Nyl. - 2, Ne  
*sarcopisioides* (Massal.) Hedl. - 1, Be  
*scrupulosa* Ach. - 1, ?  
*subfuscata* Magn. - 29, Ne  
*subintricata* (Nyl.) Th. Fr. - 1, He  
*subrugosa* Nyl. - 22, Ne  
*subvaria* Nyl. - 1, ?  
*umbrina* (Ehrh.) Massal. - 13, Mul  
*varia* (Ehrh.) Ach. - 15, Mul

Lecidea Ach. em. Th. Fr.

*albofuscescens* Nyl. - 4, Be  
*asserculorum* Ach. - 1, Be  
*botryosa* (Fr.) Th. Fr. - 2, Be  
*cinereoatra* Ach. - 2, Oh  
*cinnabarina* Sommerf. - 1, Ae

*coarctata* (Turn.) Nyl. - 1, Mul  
*conferenda* Nyl. - 1, Mul  
*confluens* (Web.) Ach. - 4, Ae  
*crustulata* (Ach.) Spreng. - 4, Mul  
*cyathoides* (Ach.) Ach. - 1, Hol  
*efflorescens* (Hedl.) Erichs. - 2, Ne  
*epixanthoidiza* Nyl. - 4, Ne  
*erratica* Koerb. - 1, Be  
*flexuosa* (Fr.) Nyl. - 5, Be  
*fuscescens* Sommerf. - 1, Be  
*fuscoatra* (L.) Ach. - 3, Mul  
*glomerulosa* (DC.) Steud. - 37, Hol  
*goniophila* Flk. - 10, Hol  
*granulosa* (Ehrh.) Ach. - 15, Be  
*griseoatra* (Hoffm.) Flot. - 3, Be  
*helvola* (Koerb.) Th. Fr. - 4, Be  
*humosa* (Ehrh.) Röhl. - 2, Be  
*incongrua* Nyl. - 1, Be  
*insularis* Nyl. - 2, Be  
*kochiana* Hepp - 1, Ms  
*lapidica* (Ach.) Ach. - 10, Hol  
*limitata* (Scop.) S. F. Gray - 20, Mul  
*lucida* (Ach.) Ach. - 2, He  
*lygaea* Ach. - 1, ?  
*macrocarpa* (DC.) Steud. - 10, Hol  
*monticola* Ach. - 6, Mul  
*obs curella* (Sommerf.) Nyl. - 4, Be  
*olivascens* Th. Fr. - 1, ?



*pantherina* (Hoffm.) Ach. - 3, Be  
*planorbis* (Koerb.) Lett. - 1, ?  
*sanguineoatra* (Wulf.) Ach. - 1, ?  
*sarcogynoides* Koerb. - 1, ?  
*sulphurea* (Hoffm.) Wahlenb. - 10, Ms  
*sylvana* (Koerb.) Th. Fr. - 1, Bn  
*sylvicola* Flot. - 1, Ms  
*symmicta* (Ach.) Ach. - 8, Be  
*symmictera* (Nyl.) Trass - 5, Be  
*tenebricosa* (Ach.) Nyl. - 4, Be  
*turgidula* Fr. - 3, Be  
*uliginosa* (Schrad.) Ach. - 11, Be  
*vernalis* (L.) Ach. - 10, Mul

*Lempholemma* Koerb. em. Zahlbr.

*myriococcum* (Ach.) Th. Fr. - 1, Hol

*Lentaria* Corner

*mucida* (Fr.) Corner - 1, ?

*Lepraria* Ach.

*aeruginosa* (Wigg.) Sm. - 18, Hol  
*candelaris* (L.) Fr. - 14, Hol  
*chlorina* Ach. - 14, Mul  
*cinereosulphurea* Flk. - 4, ?  
*farinosa* (Hoffm.) Ach. - 1, ?  
*incana* (L.) Ach. - 4, Hol

*Leptogium* (Ach.) S. Gray

*byssinum* (Hoffm.) Zwackh - 1, Mul  
*cyanescens* (Pers.) Koerb. - 1, Om  
*lichenoides* (L.) Zahlbr. - 16, Hol

minutissimum (Flk.) Fr. - 4, Be  
plicatile (Ach.) Leight. - 1, Ko  
saturninum (Dicks.) Nyl. - 15, Mul  
sinuatum (Huds.) Massal. - 2, Mul  
subtile (Schrad.) Torss. - 2, Me  
tenuissimum (Dicks.) Fr. - 4, Hol

Leptorhaphis Koerb.

atomaria (Ach.) Szat. - 11, Be  
epidermidis (Ach.) Th. Fr. - 20, Be

Letharia (Th. Fr.) Zahlbr.

divaricata (L.) Hue - 18, Be  
mesomorpha (Nyl.) DR. - 4, Be

Lobaria (Schreb.) Hue

linita (Ach.) Rabenh. - 1, Ae  
pulmonaria (L.) Hoffm. - 59, No  
verrucosa (Huds.) Hoffm. - 1, Om

Lopadium Koerb.

pezizoideum (Ach.) Koerb. - 1, Ae

Melaspilea Nyl.

gibberulosa (Ach.) Zwackh - 1, Ne

Menegazzia Massal.

pertusa (Schrank) Stein - 11, Mo

Microglaena Koerb.

sphinctrinoides (Nyl.) Lőnnr. - 1, Me

Mycoblastus Norm.

sanguinarius (L.) Norm. - 9, He

Nephroma Ach.

- arcticum (L.) Torss. - 1, Ae  
bellum (Spreng.) Tuck. - 1, Hol  
helveticum Ach. - 7, Hol  
isidiosum (Nyl.) Gyeln. - 4, Hol  
laevigatum Ach. - 5, Om  
lusitanicum Schaer. - 8, Oh  
parile (Ach.) Ach. - 16, Bn  
resupinatum (L.) Ach. - 6, Be

Ochrolechia Massal.

- alboflavescens (Wulf.) Zahlbr. - 3, Be  
androgyna (Hoffm.) Arn. - 4, Be  
frigida (Sw.) Lynge - 1, Ao  
pallescens (L.) Massal. - 2, No

Opegrapha Ach.

- atra Pers. - 2, No  
centrifuga Massal. - 1, ?  
cinerea Chev. - 1, Oh  
diaphora (Ach.) Ach. - 13, No  
lichenoides Pers. - 1, No  
pulicaris (Hoffm.) Schrad. - 18, No  
rufescens Pers. - 12, No  
saxatilis DC. - 1, Meds  
saxicola Ach. - 1, Mul  
subsiderella (Nyl.) Arn. - 1, Ne  
viridis Pers. - 1, Ne  
vulgata (Ach.) Ach. - 1, Mul

Pachyphiale L  nnr.

cornea (With.) Poetsch - 1, ?

fagicola (Hepp) Zwackh - 1, Mul

Pannaria Del.

microphylla (Sw.) Massal. - 2, Mul

pezizoides (Web.) Trevis. - 2, Ao

Parmelia Ach.

acetabulum (Neck.) Duby - 15, Ne

aspera Massal. - 33, Ne

berreri (Sm.) Turn. - 2, Ne

caperata (L.) Ach. - 2, No

centrifuga (L.) Ach. - 16, He

cetrarioides Del. - 1, No

conspersa (Ehrh.) Ach. - 60, Mul

disjuncta Ericks. - 4, He

elegantula (Zahlbr.) Szat. - 1, Ne

exasperatula Nyl. - 51, Be

fraudans Nyl. - 3, He

fuliginosa (Fr.) Nyl. - 39, Hol

glabra (Schaer.) Nyl. - 1, Ne

glomellifera Nyl. - 1, Ms

incurva (Pers.) Fr. - 9, Ae

isidiotyla Nyl. - 43, Be

laciniatula (Flag.) Zahlbr. - 1, Ne

laetevirens (Flot.) Rosend. - 50, Ne

mougeotii (Flot.) Schaer. - 3, Oh

olivacea (L.) Ach. - 66, Be

omphalodes (L.) Ach. - 8, Ae

perlata (Huds.) Ach. - 1, No  
pulla (Schreb.) Ach. - 45, Ko  
saxatilis (L.) Ach. - 71, Mul  
septentrionalis (Lynge) Ahti - 3, Be  
sorediosa Almb. - 23, He  
stenophylla (Ach.) Heug. - 37, Ko  
stygia (L.) Ach. - 9, Ae  
subargentifera Nyl. - 19, Be  
subaurifera Nyl. - 51, Be  
sulcata Tayl. - 93, Mul  
tiliacea (Hoffm.) Ach. - 7, Ne

Parmeliella Müll. Arg.

corallinoides (Hoffm.) Zahlbr. - 4, Mo

Parmeliopsis Nyl.

aleurites (Ach.) Nyl. - 36, Be  
ambigua (Wulf.) Nyl. - 54, Be  
hyperborea (Ach.) Arn. - 17, Bn

Peltula Nyl.

guepinii (Del.) Gyeln. - 1, Megp

Peltigera Willd.

aphthosa (L.) Willd. - 41, He  
canina (L.) Willd. - 131, Mul  
degenii Gyeln. - 3, Mul  
erumpens (Tayl.) Vain. - 31, Bn  
horizontalis (Huds.) Baumg. - 20, Mul  
lepidophora (Nyl.) Vain. - 11, Hol  
malacea (Ach.) Funck - 29, Mul  
membranacea (Ach.) Nyl. - 5, Hol

*polydactyla* (Neck.) Hoffm. - 65, Mul  
*polydactyloides* Nyl. - 2, Be  
*rufescens* (Weiss) Humb. - 122, Mul  
*scutata* (Dicks.) Duby - 4, He  
*spuria* (Ach.) Lam. - 79, Mul  
*variolosa* (Massal.) Gyeln. - 25, He  
*venosa* (L.) Baumg. - 3, He

*Pertusaria* DC.

*albescens* (Huds.) Choisy et Wern. - 47, Ne  
*amara* (Ach.) Nyl. - 92, Ne  
*coccodes* (Ach.) Nyl. - 33, Ne  
*hemisphaerica* (Flk.) Erichs. - 9, Ne  
*leioplaca* (Ach.) DC. - 16, No  
*leucostoma* (Bernh.) Massal. - 4, Ne  
*leptospora* Nitschke - 1, Ne  
*multipuncta* (Turn.) Nyl. - 2, Be  
*pertusa* (L.) Tuck. - 1, No  
*protuberans* (Sommerf.) Th. Fr. - 1, He  
*raesaeneni* Erichs. - 1, Be  
*rupestris* (DC.) Schaer. - 2, Me  
*sommerfeltii* Flk. - 1, He

*Phlyctis* (Wallr.) Flot.

*agelaea* (Ach.) Flot. - 19, Ne  
*argena* (Ach.) Flot. - 57, Ne  
*erythrosora* Erichs. - 1, Ne

*Physcia* (Ach.) Vain.

*aipolia* (Ehrh.) Hampe - 31, Mul  
*ascendens* (Fr.) Bitt. - 25, No

*astroidea* (Clem.) Nyl. - 1, Om  
*caesia* (Hoffm.) Hampe - 28, Mul  
*ciliata* (Hoffm.) DR. - 24, Be  
*constipata* (Nyl.) Norrl. et Nyl. - 1, Ae  
*dimidiata* (Arn.) Nyl. - 1, Ne  
*dubia* (Hoffm.) Lett. - 29, Mul  
*elaeina* (Sm.) A. L. Sm. - 1, No  
*grisea* (Lam.) Zahlbr. - 42, Ne  
*intermedia* Vain. - 4, He  
*leptalea* (Ach.) DC. - 5, Ne  
*muscigena* (Ach.) Nyl. - 1, He  
*nigricans* (Flk.) Stizenb. - 16, Hol  
*orbicularis* (Neck.) DR. - 44, Mul  
*parvula* Vain. - 6, Be  
*pulverulenta* (Schreb.) Hampe - 52, No  
*sciastra* (Ach.) DR. - 12, Hol  
*stellaris* (L.) Nyl. - 40, Mul  
*subobscura* (Nyl.) Nyl. - 16, Oh  
*tenella* (Scop.) Bitt. - 42, Ne  
*teretiuscula* (Ach.) Lynge - 2, He  
*tribacia* (Ach.) Nyl. - 2, Ne  
*vainioi* Räs. - 2, Hol

*Pilophoron* (Tuck.) Nyl.

*cereolus* (Ach.) Nyl. - 2, Mul

*Placodium* Ach.

*achariana* A. L. Sm. - 1, Oh

*murale* (Schreb.) Frege - 54, Mul

Placynthium S. F. Gray

nigrum (Huds.) S. F. Gray - 24, Mul

Polyblastia Massal.

albida (Garov.) Arn. - 1, Ms

Polychidium Massal.

musculicola (Sm.) S. F. Gray - 3, Mo

Protoblastenia (Zahlbr.) Steiner

calva (Dicks.) Zahlbr. - 1, Hol

chondrodes (Massal.) Zahlbr. - 2, Hol

incrustans (DC.) Stein. - 5, Meds

metzleri (Koerb.) Stein. - 1, Ke

rupestris (Scop.) Stein. - 5, Mul

Psora Hoffm.

decipiens (Hedw.) Hoffm. - 14, Ke

scalaris (Ach.) Hook. - 30, Be

Psoretichia Massal. em. Forss.

diffundens (Nyl.) Arn. - 1, ?

Pycnothelia (Ach.) Vain.

papillaria (Ehrh.) Duf. - 10, Be

Pyrenula Ach. em. Massal.

coryli Massal. - 5, Ne

nitida (Weig.) Ach. - 2, No

Ramalina Ach.

angustissima (Anzi) Vain. - 7, Oh

calicaris (L.) Fr. - 18, No

crinalis (Ach.) Gyeln. - 30, Be

duriaei (DNot.) Jatta - 1, Om



*farinacea* (L.) Ach. - 101, No  
*fastigiata* (Liljebl.) Ach. - 44, No  
*fraxinea* (L.) Ach. - 77, No  
*minuscula* Nyl. - 12, Be  
*obtusata* (Arn.) Bitt. - 33, Hol  
*pollinaria* (Liljebl.) Ach. - 37, Mul  
*polymorpha* (Liljebl.) Ach. - 15, Oh  
*scopulorum* (Retz.) Ach. - 1, Oh  
*sinensis* Jatta - 2, Be  
*strepsilis* (Ach.) Zahlbr. - 1, Ke

Rhizocarpon Ram. em. Th. Fr.

*concentricum* (Dav.) Beltr. - 2, Hol  
*constrictum* Malme - 1, Be  
*disporum* (Naeg.) Müll. Arg. - 15, Mul  
*distinctum* Th. Fr. - 2, Be  
*geographicum* (L.) DC. - 34, Mul  
*grande* (Flk.) Arn. - 3, Hol  
*lecanorinum* (Koerb.) Anders - 2, Ms  
*montagnei* Flot. - 2, Be  
*obscuratum* (Ach.) Massal. - 2, Be  
*oederi* (Web.) Koerb. - 2, Be  
*reductum* Th. Fr. - 1, Be  
*umbilicatum* (Lam.) Flag. - 2, Ae

Rinodina (Ach.) S. F. Gray

*bischoffii* (Hepp) Massal. - 4, Hol  
*cacuminum* (Th. Fr.) Malme - 3, ?  
*conradi* Koerb. - 1, Hol  
*demissa* (Flk.) Arn. - 1, Me

*exigua* (Ach.) S. F. Gray - 2, Mul  
*maculiformis* (Hepp) Arn. - 1, ?  
*ocellata* (Hoffm.) Arn. - 1, Hol  
*pyrina* (Ach.) Arn. - 14, Ne  
*sophodes* (Ach.) Massal. - 1, Mul

*Sagirolechia* Massal.

*protuberans* (Ach.) Massal. - 1, ?

*Sarcogyne* Flot.

*pruinosa* (Sm.) Koerb. - 4, Mul  
*simplex* (Dav.) Nyl. - 1, Mul

*Solorina* Ach.

*octespora* (Arn.) Arn. - 3, Ae  
*saccata* (L.) Ach. - 8, Ao  
*spongiosa* (Sm.) Anzi - 4, Ao

*Sphaerophorus* Pers.

*globosus* (Huds.) Vain. - 2, Ao

*Squamarina* Poelt

*lentigera* (Web.) Poelt - 5, Ke

*Staurothele* Norm.

*caesia* Arn. - 1, Me  
*clopima* (Wahlenb.) Th. Fr. - 1, Hol  
*lithina* (Ach.) Zahlbr. - 1, Ho

*Stenocybe* Nyl.

*pullatula* (Ach.) Stein - 1, Hol

*Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm.

*condensatum* Hoffm. - 15, Be  
*dactylophyllum* Flk. - 11, Mul  
*evolutoides* (Magn.) Frey - 2, Be

evolutum Graewe - 2, Be  
glareosum (Sav.) Magn. - 5, Ae  
incrustatum Flk. - 12, Be  
paschale (L.) Hoffm. - 42, Hol  
subcoralloides (Nyl.) Nyl. - 15, Be  
tomentosum Fr. - 67, Bn  
vesuvianum Pers. - 2, Ao

Thelidium Massal.

absconditum (Hepp) Rabenh. - 1, Me  
pyrenophorum (Ach.) Mudd - 1, Ms  
velutinum (Ach.) Koerb. - 1, Be

Thelotrema Ach.

lepadinum (Ach.) Ach. - 6, Mo

Thrombium Wallr.

epigaeum (Pers.) Wallr. - 1, Hol

Toninia Massal. em. Th. Fr.

coeruleonigricans (Lightf.) Th. Fr. - 13, Ko  
syncomista (Flk.) Th. Fr. - 1, Ae

Tromera Massal.

resinae (Fr.) Koerb. - 1, ?

Umbilicaria Hoffm. em. Frey

cinerascens (Arn.) Frey - 2, Ms  
cylindrica (L.) Del. - 1, Ao  
deusta (L.) Baumg. - 46, Ho  
hyperborea (Ach.) Hoffm. - 5, Ae  
marina (Ach.) DC. - 2, Oh  
polyphylla (L.) Baumg. - 33, Mo  
polyrrhiza (L.) Ach. - 9, Oh

proboscidea (L.) Schrad. - 1, Ao  
pustulata (L.) Hoffm. - 10, Ms  
torrefacta (Lightf.) Schrad. - 6, Ae  
vellea (L.) Ach. - 1, Ao

Uanea Wigg. em. Ach.

articulata (L.) Hoffm. - 1, Oh  
australis Fr. - 1, Mul  
caucasica Vain. - 4, Be  
cinchonae (Willd.) Zahlbr. - 2, ?  
comosa (Ach.) Vain. - 33, Bn  
dasypoga (Ach.) Hornem. - 34, Mul  
esthonica Räs. - 6, Be  
fulvoreagens (Räs.) Mot. - 4, Ms  
glabrata (Ach.) Vain. - 2, Hol  
glabrescens (Nyl.) Vain. - 25, Be  
glauca Mot. - 1, Ms  
hirta (L.) Wigg. - 41, Be  
laricina Vain. - 5, Be  
longissima Ach. - 3, Bn  
plicata (L.) Wigg. - 2, Hol  
pulvinata Fr. - 1, ?  
rugulosa Vain. - 6, Ms  
scabrata Nyl. - 2, Be  
sorediifera (Hue) Mot. - 1, Ms  
subcomosa Vain. - 2, Hol  
sublaxa Vain. - 9, Be  
wasmuthii Räs. - 2, Be

Varicellaria Nyl.

kemensis Räs. - 3, Be

Verrucaria (Wigg.) Serv.

aethiobola Wahlenb. - 1, Ae

ceuthocarpa Wahlenb. - 1, Ae

confluens Massal. - 1, Me

controversa Massal. - 2, Ms

fuscella (Turn.) Ach. - 2, Medp

hydrela Ach. - 1, Be

maura Wahlenb. - 20, Om

mauroides Schaer. - 1, He

memnonia (Flot.) Arn. - 1, Be

muralis Ach. - 15, Hol

nigrescens Pers. - 31, Hol

rupestris Schrad. - 16, Mul

subfossans Vain. - 1, ?

submersa Schaer. - 1, Me

Xanthoria (Fr.) Th. Fr.

aureola (Ach.) Ericks. - 5, Oh

candelaria (L.) Kickx - 36, Mul

fallax (Hepp) Arn. - 3, Mul

isidioidea (Beltr.) Trass - 1, Oh

lobulata (Flk.) B. de Lesd. - 4, Ne

parietina (L.) Beltr. - 80, Mul

polycarpa (Ehrh.) Rieb. - 22, Hol

Xylographa (Fr.) Fr.

abietina (Pers.) Zahlbr. - 1, He

### 3. КРАТКИЙ ОБЗОР ИСТОРИИ ЛИХЕНОГЕОГРАФИИ

По сравнению с высшими растениями изучение географии низших растений гораздо дольше оставалось в стадии накопления чисто локальных флористических данных, без появления у ученых интереса к выяснению закономерностей становления и развития флор отдельных стран или областей. Это относится и к лишайникам. Почти все лихенологические работы прошлого столетия являлись локальными флорами, перечнями обнаруженных видов, с описаниями новых таксонов. Лишь в немногих работах делались попытки выяснить и географические связи флор или установить пути генезиса флоры лишайников. Из таких работ, в которых можно найти первые следы зарождения лихеногеографии, следует упомянуть труды Э. Фриза /Fries, 1831/, Нюландера /Nylander, 1860, 1861, 1866/, Штизенбергера /Stizenberger, 1882/, Вайнио /Vainio, 1897/. Более быстрое развитие лихеногеографии началось только в двадцатых годах настоящего столетия. В лихенологии было к тому времени накоплено уже известное количество данных о распространении видов; на их основе оказалось возможным установить границы распространения различных /но, естественно, еще немногих/ видов. География лишайников приобретает значение важной самостоятельной проблемы. Большие заслуги в выдвижении и разрешении лихеногеографических проблем имеет чешский лихенолог Суза /Suza, 1923, 1925, 1933, 1936, 1937, 1944, 1948, 1950/, который своим генетическим подходом к разрешению вопросов географии лишай-

ников доказал необходимость учитывать при фитогеографических исследованиях закономерности распространения не только высших, но и низших растений, в том числе особенно лишайников, нередко имеющих очень четкие географические пределы.

Быстрыми темпами развивалась лишеногеография в Швеции, отчасти и в Норвегии и Финляндии. Шведские лишенологи во главе с Дегелиусом приступили к чрезвычайно трудоемкой, но весьма ценной работе — к составлению точечных карт распространения отдельных видов лишенофлоры Швеции /и мире — всей Скандинавии/. Благодаря этому Швеция является в лишеногеографическом отношении сравнительно хорошо изученной страной, и географические выводы базируются здесь на точных и солидных материалах. Особенно следует отметить работы Дегелиуса /Degelius, 1935, 1954/, Алмборна /Almborn, 1948/, Альнера /Ahlner, 1940, 1948/, Хассельрота /Hasselrot, 1941, 1953/, Г. Сернандер /Gerta Sernander, 1923, 1926, 1957/ и др. К настоящему времени всего закартировано уже свыше ста видов лишенофлоры Скандинавии. Эта же работа успешно проводится и в Финляндии /Ahti, 1961, 1966, Hakulinen, 1954, 1962, 1962<sup>a</sup>, 1962, 1962<sup>c</sup>, 1964, 1965, 1966/. С точки зрения теории учения об элементах большинство шведских и других скандинавских лишенологов стоит на довольно простых позициях, выделяя на основе картины распространения видов на изучаемой территории элементы южных, северных, западных /океанических, атлантических/, восточных, альпийских и широко распространенных /ubiquitous/ видов /Degelius, 1929, 1931, 1932, 1935, 1939, 1954, 1956, Almborn, 1948, Ahlner, 1948, и др./. Та же схема

элементов применяется и в работах некоторых американских /Lamb, 1942, Brodo, 1963/, польских /Tobolewski, 1958/ и других лихенологов.

Немецкие лихенологи, проявляя также возрастающий интерес к географии лишайников, обычно применяют некоторые широкообъемные элементы, установленные для высших растений. Так, например, Клемент и его сотрудники отмечают в своих многочисленных работах по ценологии лишайников типы ареалов и тенденции распространения видов по Мейзелу /Meusel, 1943/. но делают это без углубленного анализа общего и локального распространения видов /Klement, 1952, 1960, 1965, Lampe, Klement, 1958, Krause, Klement, 1958, 1962, Schubert, Klement, 1961, 1966/. В некоторых работах приводятся и карты местонахождений видов /Sandstede, 1932, 1938, Schindler, 1940, 1940<sup>a</sup>, Schauer, 1965, и др./.

Из других европейских стран в последнее время некоторые лихеногеографические вопросы разрабатываются также и в Польше /Glanc, Tobolewski, 1960, Nowak, 1961, Halicz, Kuziel, 1965/, во Франции /Werner, 1937, 1937<sup>a</sup>, 1939, 1942, 1949, 1951, 1951<sup>a</sup>, 1953, 1963, des Abbayes, 1959, и др./. Возрастает интерес к вопросам распространения лишайников и в США /Hale, 1961/.

Лихеногеография, как самостоятельная проблема /а не как застывшая сводка иллюстрирующих фактов к "флорам"/, наиболее творчески развивается в исследованиях, посвященных анализу отдельных элементов. Из них в Европе более углубленно проанализирован океанический /атлантический/ элемент /Su-



за, 1933, 1950, Degelius, 1935, Sulma, 1938, Werner, 1951, Mitchell, 1961, Klement, 1964, Schauer, 1965/, а также противоположный последнему континентальный /ксеротермический, понтический, сарматический, ксеромеридиональный/ элемент /Schindler, 1939, 1940, 1940<sup>a</sup>, Suza, 1944, Reimers, 1951, Lampe, Klement, 1958, Klement, 1960/. Выявлены виды, составляющие эти элементы, и их подразделения; для многих из них составлены точные точечные карты и т. д.

Ценный материал для разрешения лихеногеографических проблем приводится и в работах, посвященных выяснению распространения отдельных видов лишайников в определенных странах или областях.

Наш краткий обзор, конечно, не может дать полного представления о том, что делается в настоящее время во всех лихенологических центрах в области лихеногеографии. Но в общем можно сказать, что интерес исследователей к соответствующим проблемам возрастает. Повидимому, сам флористический материал, накопленный в течение почти что двух столетий, требует географического осмысления; к тому же успехи географии высших растений стимулируют лихенологов и специалистов других групп низших растений приступать к разрешению соответствующих проблем на основе своих материалов. Но здесь, к сожалению, лихенологи нередко встречаются с большими затруднениями в связи с тем, что в материале имеются существенные пробелы в отношении данных о распространении отдельных видов, особенно малозаметных накипных. Специалисты по высшим растениям преодолевают такие трудности составлением многих "флор", атласов ареалов, а также ор-

ганизацией специальных инстанций для картирования распространения видов /например, Европейский Комитет для картирования растений/. Даже микологи приступили к согласованному картированию видов грибов Европы. Такие же мероприятия следует, по нашему мнению, провести и в области лихенологии. Для того, чтобы лихеногеография могла развиваться успешно и имела бы достаточно обоснованный фактический материал, необходимо: 1/ составление локальных /конкретных и типологических/ "флор" с обязательными картами местонахождений; 2/ составление "определителей" для более обширных территорий с более полным описанием распространения и местонахождений видов, чем это обыкновенно делается в соответствующих трудах по настоящее время /очень желательно, чтобы, например, этому разделу лихенологии обратили больше внимания при составлении "Определителя лихенофлоры СССР"/; 3/ учреждение /например, в пределах Европы/ комитета для организации картирования избранной группы видов лишайников, представляющих особый географический, практический или иной интерес; 4/ монографическая обработка отдельных родов, семейств или других таксонов в пределах более крупных территорий с уделением особого внимания распространению видов /по образцу, например, монографии Дегелиуса, Degelius, 1954, о роде *Collema* в Европе/; 5/ составление детальных анализов и общих обзоров состава и генезиса отдельных элементов в пределах определенных территорий /например: Окснер, 1946 - неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики; Макаревич, 1963<sup>a</sup> - montанный элемент в лихенофлоре Украинских Карпат/. Только при таком

обосновании фактической стороны лихеногеографических выводов и обобщений она может обеспечить точность и сравнимость получаемых результатов. В настоящее время же мы, к сожалению, нередко должны довольствоваться первоначальными и даже поверхностными выводами, контурами ареалов и т. п.

Выдающиеся лихенологи России и Советского Союза конца прошлого столетия и начала текущего столетия до тридцатых годов /А. А. Еленкин, В. П. Савич, М. П. Томин и др./ занимались преимущественно изучением лихенофлоры различных частей огромной территории от Белоруссии до Камчатки и от Кольского полуострова до Закавказья. В их работах имеется и большой материал о распространении видов лишайников — ведь отделить лихенофлористические работы от лихеногеографических не так-то просто, — и любая флористическая работа, указывающая определенные виды для какой-нибудь территории, несомненно, содержит и элементы географизма. Но специальных работ по проблемам географии лишайников у них почти — что нет /см. всё же Еленкин, 1903/. Только в тридцатых годах нашего века начинают появляться исследования, специально посвященные лихеногеографии. Н. А. Миняев /1936, 1940, 1949/ указал на реликтность некоторых видов лишайников окрестностей Ленинграда и проанализировал основные этапы развития лихенофлоры Прибалтики. Основным же центром лихеногеографических исследований вскоре становится Киев во главе с А. Н. Окснером. Последнему принадлежит целый ряд специальных лихеногеографических работ, в которых разрешаются многие сложные проблемы географии лишайников /Окснер, 1934, 1939, 1944, 1946, 1948, 1953, и др./.

Существенным явлением в лихеногеографии является докторская диссертация А. Н. Окснера "Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики" /Киев-Киров, 1940 - 1942; рукопись/. Составленная во время войны, эта работа не была опубликована, но тем не менее оказала большое влияние на развитие лихеногеографии в СССР. Можно сказать, что почти все работы /особенно диссертации/, в которых дается и географический анализ лихенофлоры /см., например, Макаревич, 1963, Бархалов, 1965, Голубкова, 1965, Питеранс, 1965, Ромс, 1965, и др./ построены на основе схемы деления элементов по А. Н. Окснеру /а позднее и по М. Ф. Макаревич, которая развита дальше идеи первого/. А. Н. Окснер выделяет элементы на зональной основе /развивая, по его словам, соответствующие идеи Гроссгейма, 1936, и Лазаренко, 1941, рукопись/. Он пишет: /стр. 44/: "Основная категория - элемент /геоэлемент/ флоры - выделяется в зависимости от той растительно-климатической зоны, в которой этот элемент является наиболее распространенным, например, арктический, гипоарктический, бореальный, неморальный, ксеромеридиональный элементы. Кроме элементов с ясным зональным характером своего обобщенного ареала, выделяются элементы и в азонально расположенных флористических областях /например, аркто-альпийский, монтанно-гипоарктический, аркто-альпино-антарктический, монтанный, нотобореальный/, а также для дисперсно распределенных значительных флористических групп, покрывающих несколько растительно-климатических зон /эвриголарктический элемент, плюрирегиональный элемент/." Элементы подразделяются на типы ареалов,

а последние - на группы ареалов. А. Н. Окснер выделяет следующие элементы: I/ арктический /с I3 типами ареалов/, 2/ арктоальпийский /с 9 типами по наиболее характерным видам/, 3/ гипоарктический /6 типов ареалов/, 4/ ~~монтанно-гипо~~арктический /9 типов ареалов/, 5/ бореальный /6 типов ареалов/, 6/ аркто-альпино-антарктический /6 типов ареалов/, 7/ нотобореальный, 8/ неморальный /3 типа ареалов/, 9/ ксеромеридиональный, 10/ монтанный, 11/ эвриголарктический /7 типов ареалов/, 12/ плейрирегиональный /II типов ареалов/.

Позднее А. Н. Окснер развил свои лихеногеографические взгляды на основе углубленного анализа некоторых элементов, а в монографии "Флора лишайников Украины" /1956/ привел много ценных данных об элементах видов различных родов.

Второй большой монографией, вышедшей из киевской лихенологической школы, является работа М. Ф. Макаревич "Аналіз ліхенофлори Українських Карпат" /1963; см. также Макаревич, 1963<sup>a</sup>, 1964/. В основу выделения географических элементов лишайников М. Ф. Макаревич положила зональный принцип, утверждая, что "На нашу думку розчленування будь-якої флори на геогрфічні елементи можливе лише на зональній основі ...". /Макаревич, 1963 : 19/. А. Н. Окснер М. Ф. Макаревич упрекает в том, что он придает значение и тенденциям аazonальности в распространении лишайников.

М. Ф. Макаревич выделяет в лихенофлоре Советских Карпат 14 зональных географических элементов: I/ арктоальпийский, 2/ арктоальпино-антарктический, 3/ арктомонтанный, 4/ гипоарктомонтанный, 5/ бореальный, 6/ бореально-монтанный,

7/ нотобореальный, 8/ неморальный, 9/ средиземноморский, 10/ ксеромеридиональный, 11/ альпийский, 12/ монтанный, 13/ эв-риголарктический, 14/ мультирегиональный.

В последнее время интерес советских лихенологов к вопросам географии лишайников, несомненно, возрос. Мы уже говорили о диссертациях, в которых дается и географический анализ флор, о многочисленных лихеногеографических работах киевской школы. Появляются работы по географии лишайников и в других пунктах, где работают лихенологи /Рассакина, 1950, 1965, Бархалов, 1965<sup>2</sup>, Андреева, 1959, и др./. Но всего этого мало. И при этом мы можем /к сожалению!/ быть уверены, что значительного сдвига по вопросам лихеногеографии мы не достигнем до тех пор, пока не будет начато картирование, — на первых порах хотя бы небольшой группы географически более интересных видов лишайников. В отношении такой огромной страны, как СССР, очень трудно приступить к этой работе одному исследователю. Следовательно, необходимо соединить силы, разработать программу и методику, избрать группу видов и приступить к работе. Тогда — на основе точных ареографических материалов — будут возможны и более обоснованные географические выводы. Параллельно с этим должно производиться и составление точечных карт для отдельных, лихенологически более основательно изученных небольших территорий. И. А. Толмачев /1965 : 23/ пишет по этому поводу в отношении низших растений: "Необходимо подчеркнуть, что изучение — для начала ограниченного количества — конкретных флор особенно перспективно в применении к низшим растениям. Недостаточность наших знаний о их распространении в СССР, о реальных

соотношениях между представителями различных групп во флорах отдельных частей СССР особенно велика. Стоит тому или иному исследователю детально изучить флору определенного участка нашей страны, как он сталкивается с трудностью выбора объектов для сравнения. Нанесение конкретных местонахождений определенных видов на карту выявляет подчас не столь истинную картину распространения их, сколь вопиющую неполноту накопленных сведений. Создание хотя бы минимальной сети "флор-эталонов" дало бы гораздо лучшие предпосылки для разработки вопросов географии низших растений, а ботаник-географ, работающий в более широком плане, смог бы не замыкаться в использовании фактических данных только по высшим растениям."

#### 4. НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ФИТОГЕОГРАФИИ.

##### СВЯЗАННЫЕ С ИЗУЧЕНИЕМ ГЕОГРАФИИ ЛИШАЙНИКОВ

Одним из основных задач фитогеографии является изучение ареалов видов и других таксонов растений, включая также классификацию и типологию ареалов. По этому вопросу в фитогеографии имеется обширная литература, и каждый исследователь, который приступает к группировке ареалов, к выделению их определенных типов или классификационных единиц, неизбежно сталкивается с вопросом - в каком объеме трактовать одно или другое понятие. Разрешить этот вопрос нелегко, так как в фитогеографии накопился большой арсенал понятий, относящихся к типологии и классификации ареалов и понимаемых разными исследователями весьма различно.

Изучение распространения растений привело уже ученых прошлого столетия к установлению понятия 'элемента флоры' /Christ, 1867, Areshoug, 1867/, под которым в общем пони-

маются группа видов, имеющих общие признаки ареалов /в первую очередь величина и конфигурация ареала, его связанность с определенными зонами природы или флористическими областями/. Но, как это нередко бывает, в исследованиях разных ученых одно первоначально сравнительно конкретное понятие приобрело с течением времени различные значения, объем и пр. Так случилось и с 'элементом'. Этот термин стали употреблять как общее понятие, как конкретное понятие для ареалов, выделенных только на основе географического распространения видов, и т. д. В дальнейшем в фитогеографии стали говорить о географическом, генетическом, миграционном и пр. элементах. Из лихеногеографов Дегелиус /Degelius, 1935/ пишет о пяти принципах, на основе которых могут быть выделены элементы: 1/ распространение вида в пределах изучаемой /ограниченной/ территории, 2/ общее распространение вида, 3/ происхождение ареала вида, 4/ пути иммиграции видов на изучаемую территорию, 5/ время внедрения видов на изучаемую территорию. Вальтер /Walter, 1927, 1954/, Клеопов /1938/ и др. стали называть элементы в соответствии с признаком, на основе которого они выделяются, гео-, гено-, кроно-, мигро-, эко- и ценоэлементами. Кроме того, некоторые авторы выделяют еще объединенные элементы /Meusel, 1943, Meusel, Jäger, Weinert, 1965, Eilart, 1963/. Расплывчатость понятия 'элемент', его разностороннее применение дало многим фитогеографам повод отказаться от этого понятия и внедрять новые термины с определенным содержанием. Так, Райхерт /Reichert, 1921/ применяет в смысле гео-



элемента понятие 'компонент', Вангерин /Wangerin, 1932/ выделял во флоре Германии основные группы /Hauptgruppen/ и типы ареалов /в смысле геоэлемента/. Скандинавские авторы нередко говорят просто о видах /oceanische Arten, präalpine Arten - Lunge, 1932, Ahlner, 1948/ в смысле элементов, или о группах распространения флоры /Hulten, 1950/. Чешские ботаники Холуб и Ирашек /Holub, Jirasek, 1967/ предпочли применять понятия 'типы ареала' /= геоэлемент/, 'ортант' /p. 88: "Ortant ... ist die Bezeichnung für Taxa, die in einem bestimmten und gleichen Gebiet zu gleicher Zeit entstanden," - таким образом = более или менее геоэлемент/ и 'мигрант' /p. 88: "Migrant ... ist die Bezeichnung für Taxa, die in ein bestimmtes Gebiet auf gleichem Wege und zu gleicher Zeit eingewandert sind," таким образом = более или менее мигроэлемент/. Элемент флоры является у этих авторов группой видов, связанных в своем распространении с определенной флористической областью /например, элемент флоры средне-европейской флористической области/. В советской фитогеографии часть исследователей сохраняет понятие элемент, но нередко подразделяет его на более мелкие единицы /например, из лихеногеографов Окснер, 1940-1942 - типы ареалов и группы ареалов, Макаревич, 1963 - типы ареалов и группы распространения/, часть же ученых в последнее время обходятся без этого термина. Так, например, Толмачев /1962 : 91/ пишет: "основным понятием, которым мы оперируем при сравнительном изучении ареалов, является понятие о типе распространения или о типе ареала;" при этом об элементе в его труде не говорится, хотя в более

ранних работах А. И. Толмачев и применял и это понятие /см., например, Толмачев, 1952<sup>a</sup>/.

Производя анализ лишенофлоры Эстонии, мы пришли в отношении вопросов классификации и типологии ареалов к следующим выводам и применили соответствующие понятия в том объеме и значении, описание которых приводится ниже.

По нашему мнению, необходимо различать типологию и классификацию ареалов. Типизируя ареалы, мы имеем в виду, учитываем их самые общие признаки, не связывая их ни с определенными "носителями" /таксонами/, ни с зонами природы, ни с флористическими провинциями или областями. Тип ареала отражает общие признаки ареалов, связанных с их размерами, конфигурацией, путем возникновения или пр. Примеры типов ареалов: сплошные, дисъюнктные, спорадические, ленточные или пр., зональные или а зональные, прогрессивные или регрессивные, макро-, мезо- или микроареалы, первичные, вторичные или адвентивные и т. д. Изучение типов ареалов важно для выяснения общих закономерностей становления и развития ареалов.

Классификация ареалов и выделение соответствующих ареалогических классификационных единиц /ареалов - термин Холуба и Ирашека, Holub, Jirasek, op. cit./ преследует другие цели, а именно - объединить виды /или другие таксоны/, имеющие сходные черты географического распространения, в определенные группы и раскрыть закономерности их динамики и статики.

Классификация ареалов отличается некоторыми чертами

от классификационных построений других объектов или явлений природы. Об этом неоднократно писал А. И. Толмачев /1952, 1962, 1967/. Он подчеркивает, что "мы не ставим перед собой задачи создания "естественной систем ареалов", как чего-то имеющего самодовлеющее научное значение /подобно естественной, филогенетической, системе растений/, но преследуем цель разработать такие приемы исследования ареалов, которые в наибольшей степени пригодны для раскрытия закономерностей географического распространения растений. Сравнительное изучение и классификация ареалов являются средством познания, но не итогом его" /Толмачев, 1962 : 91/. Отсюда вытекает, что ареалогические классификационные единицы должны быть в большой степени арбитрарными и гибкими с тем, что-бы их было бы удобно использовать в соответствии с материалами и целями фитогеографа. Приведем еще одно высказывание А.И.Толмачева /1967 : II8/: "... всякое подразделение любой флоры на элементы неизбежно является /и, по существу, должно быть / в известной степени "прикладным", т. е. приноровленным к интересам анализа определенной флоры."

Из различных признаков ареалов, применяемых для выделения ареалов, самым существенным и объективным /"свободным от гипотетического балласта", как писал Т. Липпмаа - Lippmaa, 1935 : 13/ является современное распространение вида /или иного таксона/. Большинство фитогеографических работ по анализу ареалов построено именно на этом признаке. Другие признаки - центры и время возникновения ареалов, пути иммиграции и пр. - очень существенны, но в то же время они

являются, так сказать, признаками "на другом уровне" в смысле их точности и доступности. Поэтому нам кажется правильным резервировать для ареалогических единиц, выделенных на основе современного географического распространения таксона, понятие 'элемент', как самый удобный и широко известный термин.

Ареал - чрезвычайно многообразное явление. Можно даже сказать, что различных ареалов существует столько, сколько есть изучаемых фитогеографам таксонов, и предельная детальность потребовала бы выделения ареала каждого таксона в качестве элемента! Но это уже не классификация, имеющая своей задачей объединение на основе известных сходных признаков явлений или предметов в разнообъемные группы /классы/. Чрезмерно дробная классификация ареалов, выделение большого количества элементов может на первый взгляд казаться весьма научным и детальным, более углубленное ознакомление же с соответствующей классификацией нередко обнаруживает или 1/ несоответствие материалов для такой детальности, или 2/ необзорность такой классификации /Трасс, 1966/.

Элемент как основная классификационная единица ареалов должна быть достаточно крупным, чтобы отражать не только узко-локальные черты распространения видов, а более общие закономерности и связи. Элемент - это группа видов /или других таксонов/, имеющих более или менее общие черты распространения и более или менее совпадающие центры массового распространения в пределах крупных природных /расти-

тельно-климатических/ зон или областей /регионов/ и являющихся таким образом в отношении последних фитогеографическими характерными видами. Такими являются арктический,бореальный, неморальный, средиземноморский и др. элементы. Но элементы, как в общем довольно широкообъемные единицы, нередко приходится делить на более мелкие группы /средиземноморский элемент — на собственно-средиземноморскую и субсредиземноморскую группу; последняя объединяет виды с центром их массового распространения в средиземноморских областях, но простирающиеся далеко на восток и север, и т. д./. В последнем случае можно говорить о субэлементах, или подэлементах /Braun-Blanquet, 1923/. Если какой-либо субэлемент в свою очередь разделим на более мелкие группы, то в таком случае мы говорим о вариантах субэлемента /например, балтийский, южно-скандинавский и др. варианты субсредиземноморского субэлемента/. В некоторых случаях определенные элементы целесообразно объединить в более общую группу — в конэлемент /например, панарктический конэлемент, объединяющий арктический, гипоарктический, арктоальпийский и др. элементы/.

Для фитогеографа, работающего в пределах ограниченной территории важно установить закономерности локального распространения видов /группы видов, встречающиеся в определенных частях территории, имеющие основные контакты в южном, северном или пр. направлениях и т. д./. Такие группы нередко также называют элементами /например, у скандинавских лихеногеографов/, что, по нашему мнению, неправильно, так как здесь берется в основу выделения "элемента" иной признак

/территориальная часть ареала/, чем при выделении настоящих элементов. Такие группы можно назвать местными элементами /локоэлемент/, или же /что еще лучше/ можно вообще отказаться от понятия 'элемент' и говорить о компонентах конкретной флоры.

В том случае, когда исследователь не уверен, в какой элемент включить те или другие виды, когда их распространение не точно установлено, но всё же имеются предварительные данные об их некотором единстве распространения, их можно называть группой распространения /Eilart, 1963/.

Как нами выше было уже отмечено, элементы /и их подразделения/ мы предлагаем выделять в основном на основе современного распространения таксонов. Следовательно, в отношении других ареалогических категорий необходимо применять иные термины, чем и подчеркивается их различие от элементов. Их можно называть просто группами флоры - историческая, миграционная, хронологическая, экологическая, ценологическая группы или же /для удобства/ применить кракие понятия 'генант', 'мигрант', 'кронант', 'экант' и 'ценант'.

Выделение географических элементов производилось и производится в фитогеографии на основе различных принципов и признаков. Не углубляясь в подробное рассмотрение их многообразия, схемы элементов для их наглядности можно всё же разделить на три группы - в зависимости от того, брался ли в основу выделения элементов зональный или региональный признак.

Региональный принцип выделения элементов старше зональ-

ного. Его применяли уже фитогеографы прошлого столетия и особенно усердно развивали многие выдающиеся ученые текущего столетия /Hegi, 1906–1928, Braun Blanquet, 1919, 1923, Eig, 1931, Wangerin, 1932, Hulten, 1950, Шафер, 1956 и мн. др./. В основе регионального принципа лежит связанность распространения видов с определенными природными /в первую очередь, флористическими/ областями. Последние характеризуются более или менее сходным комплексом физико-географических условий, более или менее одинаковыми путями развития флоры и сравнительно высоким коэффициентом общности видового состава флоры. Но, как известно, флористические области могут быть по площадям территорий очень различные /например, средиземноморская и евросибирская области/, а, во-вторых, разные исследователи по-разному /в различном объеме, на основе различных признаков границ/ выделяют одну и ту же область. Средне-Европейская флористическая область, например, трактуется некоторыми исследователями узко /Wangerin, 1932/, другие же включает в эту область части Европы /Прибалтику, Восточную Европу и др./ расположенные далеко от действительной средней части Европы с характерными для нее условиями и флорой. Стремление исследователей учесть при выделении элементов по возможности больше региональных совокупностей флор привело их к выделению большого количества различных элементов, которые сложно перекрывают друг друга. Тем самым теряется обзорность деления и становится невозможным подметить исторические связи между отдельными элементами. Для примера можно указать на общеизвестную "Иллюстрированную

флору Средней Европы" Хегги /Hegi, 1906-1928/, в которой при характеристике распространения видов приводятся следующие элементы /здесь неполный список/: nordisch-zirkumpolar, nollarktisch, boreal, zirkumpolar-montan, europäisch-montan, mitteleuropäisch-montan, zirkumpolar-arktisch-alpin, nordisch-alpin, arktisch-alpin-altaisch, alpin-altaisch, alpigen, mitteleuropäisch-alpin, östlich alpigen, ostalpin, illyrisch-ostalpin и т. д., и т. д. Такая же громоздкость и необзорность бросается в глаза в очень ценном "Атласе" Хультена /Hulten, 1950/, где выделено 48 равнозначных групп распространения. Преодолеть эту необзорность пытаются некоторые фитогеографы построением иерархического ряда ареонов. Так, например, Вангерин /Wangerin, 1932/ выделяет во флоре Германии пять основных групп: 1) Arten von ausgesprochen arktischer und subarktischer Verbreitung, 2) Arten von zirkumpolarer Verbreitung, 3) Eurasiatische Arten, 4) Eurosibirische Arten, 5) Europäische und westsibirisch-europäische Arten, а эти группы подразделяет на большое количество подтипов ареалов.

Зональный принцип применен в работах Штеффена /Steffen, 1935/, Гроссгейма /1936/, Клеопова /1938/, Окснера /1940-42, 1946, 1948 и др./, Мейзела /Meusel, 1943/, Лазаренко /1941, 1944, 1956/, Макаревич /1963/ и др. Последняя /она наиболее решительно и последовательно придерживается зонального принципа/ пишет: "Расчленение любой флоры на географические элементы возможно только на зональной основе, поскольку само явление разделения земного шара на растительно-климатические



зоны является решающим для развития и географического распределения организмов. Рассматривая современное распределение растительных ареалов в пределах растительно-климатических зон, мы этим самым не отрываем растение от условий его существования, т. к. каждая растительно-климатическая зона характеризуется определенным комплексом основных экологических факторов /свет, тепло, субстраты и др./, во взаимодействии с которыми происходит развитие и расселение растительных организмов. Зональное распределение растений на земном шаре — историческое явление и свойственно флорам еще с каменноугольного периода ...; таким образом, рассмотрение современных ареалов растений в пределах определенных растительно-климатических зон отражает и их исторические взаимосвязи" /Макаревич, 1964 : 3/.

Не соглашаясь с императивными взглядами М. Ф. Макаревич по вопросу о значении зонального критерия /некоторые флористические регионы несомненно хорошо отграничены, флорогенетически сравнительно гомогенны и могут тем самым служить хорошей основой для выделения определенного элемента/, следует все же констатировать, что растительно-климатические зоны являются первоочередным критерием для большинства видов при выделении элементов с учетом всего ареала таксонов. Дальнейшее деление элемента /на субэлементы, варианты/ в этом случае можно произвести уже на региональной /меридиональной/ основе. Но не во всех случаях применим зональный принцип. Имеются группы видов, которые в своем распространении не столько связаны с макрофакторами определен-

ной природной зоны, сколько с внутризональными /мезо-, микро-/ факторами, которые повторяются в нескольких различных зонах и обуславливают появление там одних и тех же видов. Представителями таких "азональных" элементов могут быть псаммофиты, гидрофиты, галофиты, виды, связанные с морским /океаническим, атлантическим/ климатом, а также многие альпийские и монтанные виды. Тенденции азональности /т. е. слабой привязанности к определенной растительно-климатической зоне/ заметны и у многих экологически пластичных мультирегиональных /"космополитных"/ видов. Поэтому-то многие исследователи /которые составляют таким образом третью группу/ и стремятся при создании "системы" элементов соединить зональный и региональный принципы. Из соответствующих систем, созданных для территории, близкой Эстонии, укажем на классификацию элементов флоры Литвы, данную Регелем /Regel, 1958/, в которой все элементы в первую очередь разделяются на азональные и зональные, моно- и бizonaльные, а далее на элементы с западно-восточным и северо-южным распространением, и эти группы элементов - на элементы уже по их региональной принадлежности. Н. А. Миняев /1966 : 4-6/, анализируя флору Северо-Запада Европейской части РСФСР выделяет II отчасти зональных, отчасти региональных групп элементов, при чем он отмечает, что "Принятая нами классификация ареалов основана на обусловленности географического распространения растений двумя особенностями климата земли широтной и меридиональной зональностью ..."

Обработывая данные о распространении видов лишенофлоры Эстонии, мы пришли к заключению, что наиболее правильным

путем географического анализа флоры является именно соединение зонального и регионального принципов. При этом выделение элемента должно базироваться не только на учете конфигурации ареалов, но и на данных, характеризующих центры массовости ареалов видов, объединяемых в один элемент. Кроме того, исследователь флоры ограниченной территории неизбежно сталкивается с некоторыми аспектами анализа элементов, представляющими его отчасти рассматривать эти элементы именно с позиции "локалиста", исследователя локальной флоры.

"Локальной флорой" мы здесь называем совокупность видов ограниченной территории, которая настолько мелка, что не имеет специфических фитогеографических характерных видов и не может быть выделена в качестве флористической региональной единицы высшего ранга. Она нередко совпадает с административными границами и поэтому не соответствует "конкретной флоре" в смысле А. И. Толмачева /1932/.

Мы уже отметили, что исследователю локальной флоры важно уловить закономерности распространения видов на "своей" территории, установить виды, которые на этой территории имеют определенные местные черты распространения - выделить компоненты данной флоры.

Кроме этого, для исследователя локальной флоры существенно выяснить закономерности распространения видов на ближайших соседних территориях, т. е. выяснить, какие границы распространения видов /южные, северные и пр./ имеются на территориях близких месту его изучения. В этом смысле надо сказать, что исследователя флоры ограниченной территории интересуют больше локальные черты ареалов видов, со-

ставляющих определенные элементы, чем признаки элементов на всем их протяжении. Например, исследователь флоры Прибалтики всегда должен учитывать северные границы распространения в Фенноскандии, но его не столько интересуют детали распространения этих видов, скажем, в Южной Америке. Н. А. Миняев /1966 : 5/ особенно подчеркивает значение локального анализа ареалов: "Для решения поставленной задачи нельзя было ограничиться только общим анализом ареалов. Не менее, но подчас значительно более важным является локальный анализ ареалов, под которым мы понимаем анализ географического распространения видов растений, слагающих данную флору на данной и смежных с ней территориях. Наиболее эффективные результаты локальный географический анализ дает при исследовании видов, образующих на исследуемой территории пределы своих ареалов."

В связи с этим мы несколько иначе, по сравнению с А.Н. Окснером и М. Ф. Макаревич /установленные ими элементы мы в общем постоянно учитывали при объединении эстонских лишайников в элементы/, подошли к выделению элементов. Некоторые примеры.

Вышеупомянутые авторы выделяют неморальный элемент и среди других элементов - типы ареалов и группы распространения характерные также своим неморальным распространением /Макаревич, 1963 - мультирегиональный элемент, неморально-еврамериканский тип ареала, еврамериканско-горнонеморальная группа распространения; тот же элемент, неморально-паннеморальный тип ареала, горно-паннеморальная группа распространения/. В подразделения мультирегионального элемента включены такие виды, как *Acrocordia alba*, *Melaspilea gibberulosa*, *Ope-*

*grapha atra*, *Pyrenula nitida*, *Pertusaria pertusa*, *Parmelia dubia*, *Anaptychia speciosa* и др., ареалы которых отличаются от ареалов видов неморального элемента тем, что встречаются и вне Голарктики. В Европе /или шире - в Евразии/ же эти виды ведут себя, как настоящие представители неморальной флоры; к тому же у многих из них центры массовости находятся в Европе. Их северные и северо-восточные границы ареалов более или менее совпадают с соответствующими границами широколиственных лесов. Учитывая это, нам кажется, что с точки зрения изучения лишенофлоры Северной Европы более правильным представляется включить эти виды в неморальный элемент, а под последним путем выделения субэлементов и вариантов показать группы видов с различной территориальной протяженностью.

Аналогичное положение встречаем при рассмотрении некоторых других элементов, например, аркто-альпийского. У А. Н. Окснера /1940-1942/ аркто-альпийские виды включены в следующие ареоны:

Аркто-альпийский эл.

Аркто-альпино-антарктический эл.

Плюрирегиональный эл.

Тип ареалов - космополитный

Группа ареалов - аркто-альпийская

Тип ареалов - аркто-альпийский

Тип ареалов - аркто-альпино-антарктический

Тот факт, что какой-либо вид встречается кроме Арктики и голарктических альпийских областей также и в Антарктике,

да и вообще в южном полушарии, конечно, является существенным признаком для выяснения истории, возраста, иммиграционных путей и пр. всей группы видов, связанных в своем распространении с альпийскими и аркто-альпийскими областями. Но для анализа флоры конкретной ограниченной территории более существенно объединить все виды аркто-альпийского склада распространения в один элемент, выяснив их роль и связи в данной флоре. Это, естественно, необходимо пополнить также и анализом элемента с точки зрения разнообразия территориального распространения отдельных групп внутри элемента. Но чрезмерная детализация такого подразделения обыкновенно мало дает для изучения локальной флоры.

Впрочем, М. Ф. Макаревич /1963<sup>2</sup>/, проводя анализ монтанных лишайников Украинских Карпат, объединяет действительно-монтанные виды /их 162/ и горные виды /36/ мультирегионального элемента, причем автор пишет, что "географическое распределение этих видов в Голарктике аналогично распространению лишайников монтанного элемента." Отличаются эти группы между собой тем, что горные виды мультирегионального элемента встречаются и в зонах субтропиков и тропиков. Но если учесть 1/ центры массовости видов /многие мультирегиональные горные виды имеют центры массовости именно в Голарктике/ и 2/ недостаточность наших знаний в отношении распространения многих видов /какой-либо вид является, по нашему мнению, монтанным только потому, что его возможные местопроизрастания вне Голарктики недостаточно изучены/, то станет понятным, что последовательное применение зонального принципа может привести к формальному разъединению ви-

дов, которые в целях фитогеографического анализа элементов локальной флоры правильнее рассматривать, как принадлежащие к одному элементу.

Исходя из вышеизложенных положений мы и провели анализ элементов и компонентов лишенофлоры Эстонии. Фактический материал для причисления вида к определенному элементу мы получили из каталога географического распространения лишайников, составленного при кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета. Кроме того, создан каталог карт распространения видов лишайников, приведенных в литературе. Для выделения компонентов лишенофлоры были составлены точечные карты местонахождений всех видов лишенофлоры Эстонии.

Формирование современной лишенофлоры Эстонии теснейшим образом связано с послеледниковым развитием флоры и растительности территории нашей республики. Поэтому мы в нижеследующем попытаемся вкратце охарактеризовать развитие природы Эстонии в голоцене, уделяя особое внимание тем факторам, которые могли оказывать влияние на процесс становления лишенофлоры.

## 5. ПОСТЛЕДНИКОВОЕ РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЭСТОНИИ <sup>х/</sup>

Современные флора и растительность Эстонии имеют срав-

---

<sup>х/</sup> При составлении этой части работы были использованы труды многих авторов: Томсона /Thomson, 1929/, Орвику /Orviku, 1955, 1956, 1957/, Кессель /Kessel, 1960, 1961/, Липпмаа /Lippmaa, 1935/, Лаасимер /Laasimer, 1965/, Эйхвальда /Eichwald, 1957, рукопись/, Эйларта /Eilart, 1963/, Паавера /Paaver, 1965/, Маркова /Markova, 1961/, Маркова, Лазукова и Николаева /Markova, Lazukova i Nikolaeva, 1965/, Нейштадта /Neishtadt, 1957/, Каца /Katz, 1952/, Гричука и Гричука /Grichuk i Grichuk, 1950/, Фирбаса /Firbas, 1949/ и др.

Таблица I

## Стратиграфическая схема голоценовых отложений Эстонии

Ярус, век	Горизонт, время	Зоны /фазы/по палинологическим данным /индексы по Посту и Нильсону/	Лет назад	Стадии развития Балтийского моря	Климатические периоды
Голоценовый (Балтийский)	Верхнеголоценовый /позднеголоценовое/ Верхнебалтийский	Ia верхняя сосна Iб верхняя ель II верхняя ольха	500  2500	Миа	Субатлантический
	Среднеголоценовый /среднеголоценовое/ Среднебалтийский	III ель IV дуб, ель  V дубовый смешанный лес VI ольха, вяз, лещина	  7500	Лимниевая  Литориновая	Суббореальный Атлантический
	Нижнеголоценовый /раннеголоценовое/ Нижнебалтийский	VII сосна, береза, ольха	10000	Анциловая	Бореальный
		VIII сосна		Иольдиевая	Пребореальный
		IX береза			
Неманский	Позднеледниковое	X верхний дриас XI аллерёд XII нижний дриас		Балтийское ледниковое озеро	Субарктический



нительно краткую историю. Их развитие стало возможным лишь после отступления материкового льда последнего /валдайского/ ледникового века в вод Балтийского ледникового озера. Всё, что существовало до последнего оледенения, было уничтожено. О том же, каковы были флора и растительность Эстонии в плейстоцене /в лихвинско-днепровском и днепровско-валдайском межледниковом веке/, имеется сравнительно мало данных. Орвику /Orviku, 1939, 1960/ дал описание отложений двух местонахождений /Рыngu и Карукула/ днепровско-валдайского межледникового века. Палинологический анализ Рынгуского местонахождения показал, что оно принадлежит к нижнему климатическому оптимуму века. Снизу вверх в спорово-пыльцевой диаграмме прослеживаются максимумы березы, сосны, вяза, широколиственных пород /дуба + липы + вяза/, ольхи, лещины, липы, граба, ели, сосны. Спорово-пыльцевая диаграмма местонахождения Карукула, отнесенного к верхнему климатическому оптимуму днепровско-валдайского межледникового века, существенно отличается от диаграммы Рыngu. В ней мало широколиственных пород /но все же имеется 1% бука/, преобладают ольха и ель.

В стратиграфической схеме отражены основные изменения в природе /леса, периоды климата, стадии развития Балтийского моря/ Эстонии в поздне- и послеледниковое время /таблица I; по Orviku, 1960, Паавер, 1965/.

После отступления ледникового покрова последнего оледенения /примерно 14 000 - 12 000 лет тому назад/ началось спокойное развитие растительного покрова нашей территории. Далгое время считали /в основном, под влиянием общеизвестной схемы Блитта и Сернандера позднего плейстоцена и голоцена/,

что перигляциальная флора и растительность носили у нас чисто субарктический /лесотундровый/ характер. Подтверждением этому служили находки субфоссильных *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *S. reticulata*, *S. polaris* и др. Эти и другие арктические и арктоальпийские виды проникли на территорию Северо-Запада европейской части СССР в середине готigliциала /"нижнего дриаса"/, став здесь господствующими в конце этого периода. Иммиграция их шла в основном с двух противоположных сторон — со стороны Белого моря и Онежского озера и с юго-запада, из приатлантического рефлутума вдоль побережья Балтийского моря /Миняев, 1965/. Но эта перигляциальная флора отличалась рядом своеобразных черт: в ней вместе с арктическими и арктоальпийскими видами встречались и "континентальные" виды из родов *Artemisia*, *Ephedra* и др. /Гричук и Гричук, 1950 — данные по Ленинградской области/, образуя своеобразную перигляциальную тундростепную растительность /Марков и др., 1965 : 103/. Эта растительность была распространена даже в непосредственной близости /в нескольких десятках километров/ от края ледника.

Во время межстадиального потепления аллерёд /12 000 — 11 000 лет тому назад/ климатические условия резко улучшились. Средняя годовая температура была на 4° выше температуры во время нижнего дриаса /по данным Фирбаса, Firbas, 1949, средняя температура июля была в Северной Дании и Южной Швеции на 7° ниже современной/.

Во время аллерёда большая часть /почти 2/3/ территории Эстонии была покрыта Балтийским и местными ледниковыми озе-

ми. Растительность Эстонии в этот период составляли островные леса из сосны, березы, ольхи. Встречалась и ель /по крайней мере в восточных частях территории/. Марков и др. /1965 : 109/ пишут: "Аллерёдское потепление частично или полностью совпало со временем расселения ели /"нижняя ель"/ на Русской равнине. Нижний максимум ели представляет собой распространенное явление в пыльцевых диаграммах торфяников, начиная от средней Карелии на севере до лесостепи Русской равнины на юге." Встречались ли в аллерёде в Эстонии широколиственные леса - вопрос не выясненный. В некоторых пыльцевых диаграммах обнаружено незначительное количество /до 1%/ лещины /Thomson, 1929/, но в наличии настоящих широколиственных лесов современные геологи сомневаются /Мяниль, Пиррус, 1963/. В это время в Эстонию проникли многие голарктические бореальные лесные, болотные и водные растения. Л. Лаасимер /Laasimer, 1965/, предпринявшая попытку реставрировать картину растительности Эстонии четырех отрезков времени постгляциала /см. карты I-4 в ее книге/ отмечает, что особенно богата видами должна была быть во время аллерёда растительность многочисленных озер, в которых встречались *Najas flexilis*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum* и др. Наземная растительность, по мнению этого автора, носила более субарктический характер. Много встречалось кустарниковых сообществ с *Salix polaris*, *S. reticulata*, *S. herbacea*, *S. myrtilloides*; встречался и *Dryas octopetala*. Более высокие формы рельефа были покрыты редкостойными лесами из сосны и березы.

На более богатых почвах встречались и леса из ольхи серой.

Во время наступившего после алдерёда похолодания — "верхнего дриаса", по-видимому, лесная растительность отступила на юг, и растительность носила тундрообразный характер. "Верхний дриас" длился не долго — всего около 500 лет /Паавер, 1965/. Этой фазой и кончается плейстоцен. Начало голоцена датируется, по данным радиоуглеродного анализа, в  $10\,500 \pm 350$  лет от нашего времени /Tauber, 1960, цит. по Пааверу, 1965/.

Голоцен разделяется обыкновенно на три горизонта — нижний, или ранний /примерно  $10\,000 - 7\,500$  лет от нашего времени/, средний / $7\,500 - 2\,500$  лет от нашего времени/ и верхний, или поздний.

Нижний голоцен характеризуется в климатическом отношении двумя периодами — пребореальным и бореальным. В развитии Балтийского моря этим периодам соответствовали стадии Иольдиевого <sup>x/</sup> моря и Анцилового озера. После регрессии Иольдиевого моря, во время трансгрессии Анцилового озера, снова значительно поднялся уровень воды /береговые линии Анцилового озера в современных ландшафтах Северной Эстонии прослеживаются до 45 м выше уровня моря/.

Первым климатическим периодом потепления в голоцене был пребореальный период. По сравнению с "верхним дриасом" климат пребореального периода был более теплым и сухим, но все же прохладным /Фирбас, Firbas, 1949, называет этот период "предтеплым временем"/. Леса стали опять продвигаться

---

<sup>x/</sup> Береговые линии Иольдиевого моря в Эстонии слабо выражены /Orviku, 1960/.

на север; но этот процесс шел сравнительно медленно. К середине пребореального периода большая часть суши была покрыта березовыми лесами /в палинологических спектрах в среднем 60–70% березы/; встречались также и сосняки /в середине периода 30–40%, а в конце его – до 70%/. Ельников не было. В этот период начался и процесс заболачивания – возникли первые низинные болота. На берега моря проникли многие галофильные виды. Тундровые растения к этому времени по мнению некоторых авторов /Averdieck, 1957/, были вытеснены на задний план или совсем исчезли.

Следующий, бореальный климатический период, длившийся примерно 1000 лет, характеризуется сухим /континентальным/ и теплом летом и холодной зимой. По данным финского ботаника Эркамо /Erkamo, 1956/, среднегодовая температура во время бореального периода была на 4° выше по сравнению с современной. В западной части республики происходила в то время трансгрессия Анцилового озера. Западные острова находились под водой: из о-ва Сааремаа выступала из воды только небольшая центральная возвышенность, а из о-ва Хийумаа – маленькая возвышенность на полуострове Кыпу. Западная полоса материковой части территории шириной до 100 км /исключая некоторые более высокие местности/ также была затоплена водой.

В течение бореального климатического периода наибольшее распространение имели леса из сосны. Было представлено уже несколько типов сосняков /Laasimer, 1965/: брусничный и черничный типы – главным образом на востоке, алварный /или

подобный ему/ тип - на западе. На западе местами могли встречаться и лещиновые сосняки. Широко встречались также березовые леса /в низменностях/. На низинных болотах уже в это время встречалось много кальцефилов, в том числе широко /обильнее чем в настоящее время/ встречался *Cladium mariscus*. Ограниченно встречались и /лесные?/ переходные болота. По берегам рек росли пойменные леса, в составе которых встречались *Alnus glutinosa* и *Ulmus laevis* /*U. montana* иммигрировался позднее - в начале атлантического климатического периода/. Флора Эстонии обогащалась в это время многими бореальными видами - иммигрировались также понтические и понтосарматические виды /но о прежней теории об их фронтальном вторжении в "ксеротермической" бореальный и суббореальный периоды ученые теперь отказались; данные виды начали появляться уже в субарктический и пребореальный периоды, и этот процесс продолжался также в атлантический период; см. Eilart, 1963/. Иммиграция видов различных элементов происходила с разных сторон - с юга, юго-востока, запада, востока, северо-востока и др. направлений. Таким образом, территория Эстонии была к этому времени "подготовлена" для формирования сложной многоэлементной флоры. Но некоторые элементы, и в первую очередь связанные с широколиственными лесами неморальный /"кверцетальный"/ элемент, еще "ждали" своего времени.

Первая половина среднего голоцена - атлантический климатический период - являлась по своим климатическим условиям наиболее благоприятной для иммиграции многих неморальных /средне-европейских широколиственно-лесных/ и связанных

с морским климатом субатлантических видов. Климат был в это время влажным и теплым - среднегодовая температура была на 2-3° выше современной /Еркамо, 1956/. В истории Балтийского моря атлантическому периоду соответствует стадия Литоринового моря. Трансгрессия Литоринового моря была менее мощной, чем трансгрессия Анцилового озера. Береговая линия Литоринового моря в современных ландшафтах проходит максимально на высоте 24 м выше уровня моря. Морем было затоплено примерно 2/3 острова Сааремаа, на материковой же части территории береговая линия проходила до 50-60 км восточнее современной.

В динамике растительного покрова атлантического периода самым примечательным процессом было активное продвижение широколиственных лесов на север. Граница широколиственных лесов проходила на 300-400 км севернее современной, а ширина зоны этих лесов составляла 900 км /вместо 550 км в настоящее время; Нейштадт, 1957/.

Спорово-пыльцевые диаграммы из атлантических торфяных залежей показывают, что в этот период имело место заметное увеличение количества пыльцы широколиственных пород. Максимум пыльцы липы, дуба, вяза и пр. в середине атлантического периода в средней диаграмме Эстонии составляет 18%, характерное количество - 11-26%, максимальное - 35% /Л. Орвику, 1960/. В различных частях территории количество пыльцы широколиственных пород в диаграммах несколько различается: в "возвышенной" Эстонии - 21/, в "низменной" Эстонии - 16%, в Юго-Восточной Эстонии - 15%, в Северо-Западной Эстонии - 17% /Л. Орвику, 1960, рис. 3-6/.

В атлантический период широколиственные леса встречались на всей территории Эстонии. Это были многовидовые пышные леса с густым кустарниковым ярусом /в первую очередь из лещины/ и с богатым видами травянистым ярусом /унион *Galeobdolon-Asperula-Asarum*; Lippmaa, 1938/. Обильно встречалась и *Hedera helix* /Laasimer, 1965/. В середине атлантического периода с юго-востока вновь иммигрировалась ель — образовались смешанные елово-широколиственные леса /среднее содержание пыльцы ели в диаграммах из "возвышенной" Эстонии — 9%, из "низменной" Эстонии — 6%; Л. Орвику, 1960, таблица 5/. Много было пойменных лесов /из ольхи черной и серой, из вяза/, топьяных лесов /из березы и ольхи черной/, болотных лесов /низинно-болотные березняки/. В Западной и Северо-Западной Эстонии — на маломощных, богатых известью почвах — встречались своеобразные редкостойные сосново-дубовые леса, из которых позднее под влиянием деятельности человека возникли т. н. лесолуга /Thomson, 1924; Laasimer, 1965/. Среди сосновых лесов /среднее содержание пыльцы сосны в диаграммах для всей Эстонии — 24%, в "низменной" Эстонии — 25%, в "возвышенной" Эстонии — 24%, Л. Орвику, op. cit., таблица 8/. Активно протекало развитие болот — встречались уже крупные массивы безлесных верховых болот.

В процессе генезиса флоры Эстонии атлантический период имеет первостепенное значение. Именно в этот период на территорию Эстонии проникло большое количество требовательных неморальных и атлантических /субатлантических/ видов, часть которых сохранилась в современной флоре Эстонии, а остальная



часть отодвинулась на юг в результате ухудшения климатических условий в последующие тысячелетия.

Вторая половина среднего голоцена – суббореальный климатический период – отличается от предыдущего более континентальными условиями. Климат был еще сравнительно теплый, но сухой. В развитии Балтийского моря этому периоду соответствует стадия Лимниевского моря, которое затопляло только незначительную часть больших западных островов и узкую полосу западного и северо-западного берега материковой части территории /по Кессель, 1960, в северо-западной части этого побережья отложения лимниевой стадии находятся максимально на высоте 13 м над уровнем моря/.

В истории лесов этого периода происходят заметные изменения. Это хорошо видно на спектрах средних пыльцевых диаграмм /Л. Орвику, 1960/. По сравнению с атлантическим периодом, во второй половине суббореального периода средний процент пыльцы дуба уменьшился с 3,5 до 2,4, липы – с 6,7 до 3,0, вяза – с 7,3 до 2,3, лещины – с 14,2 до 4,5, ольхи – с 27 до 14, березы – с 29 до 17. В то же время средний процент ели повысился с 7 до 34 /в "низменной" Эстонии – с 6 до 35, в Юго-Восточной Эстонии – с 9 до 32/, сосны – с 24 до 27 /в "низменной" Эстонии – с 25 до 29, в Юго-Восточной Эстонии осталось, как и в атлантический период, 28%/.

В суббореальный период в растительности Эстонии преобладали еловые леса. Встречались различные типы ельников – как на минеральных, так и на болотных почвах. Вместе с ольхой черной ель участвовала и в образовании топяных лесов /Laa-simer, 1965/. Встречались и смешанные елово-широколиственные

леса, но с середины периода их площадь стала уменьшаться. Несколько повысилась также роль сосновых лесов. Сосной были заселены и верховые болота, которые в этот период стали более сухими; накопление торфа замедилось /образовался т. н. пограничный горизонт/. Большие изменения произошли в видовом составе флоры. Наиболее требовательные неморальные виды были вытеснены; иммигрировались понтические, бореальные и голарктические лесные виды.

Верхнему голоцену соответствует субатлантический климатический период /с 2500 лет тому назад до настоящего времени/. В ходе развития Балтийского моря в это время сохраняется Лимниевое море, а затем происходит незначительная трансгрессия Мидиевого моря и его регрессия /береговые линии Мидиевого моря не достигают предела выше 2 метров от уровня моря/. По сравнению с климатом предыдущего периода, климат субатлантического периода характеризуется прохладностью, влажностью и снежностью. Но, как установлено в последнее время, наряду с периодами похолодания имели место и кратковременные сухие и более теплые периоды. В динамике растительного покрова в первую очередь продолжают некоторые процессы, начавшиеся в суббореальном периоде, — уменьшается значение широколиственных лесов /но теперь это в значительной мере связано с деятельностью человека/. Так, в спектрах средних пыльцевых диаграмм /Л. Орвику, 1960/ процент вяза падает с 2,3% в конце суббореального периода до 0,3, липы — с 3,0 до 0,7, дуба — с 2,4 до 1,3, лещины — с 4,5 до 2,0. Интересна динамика ели. В начале субатлантического периода ее значение с 34%, характерных для суб-

бореального периода, снижается до 17%; затем происходит резкое увеличение ее значения /в среднем на территорию - до 36%, в "низменной" Эстонии - до 32%, в Юго-Восточной Эстонии - до 38% - "верхний максимум ели"/; но за последнее тысячелетие значение ели снова уменьшается /в среднем на территорию - до 17%; в "низменной" и Юго-Восточной Эстонии - до 15%/. Л. Лаасимер /Laasimer, 1965/ ставит это снижение в основном в связь с деятельностью человека. На месте уничтоженных ельников появились мелколиственные леса - березняки и осинники. Значение сосны постоянно возрастает /с 27% в конце суббореального периода до 45%, в "низменной" Эстонии - 29 до 46%, в "возвышенной" Эстонии - 28 до 46%/. Л. Лаасимер /op. cit./ считает, что в начале верхнего голоцена 85-90% территории Эстонии была покрыта лесами, а частично лесолугам подобными сообществами. С этого времени начался быстрый процесс уменьшения лесных площадей; к началу XIII века процент лесов составлял примерно 55, тогда как в настоящее время он равняется 30 /но следует учесть, что большая часть современных лесов является культурными лесами/.

В субатлантический период во флора Эстонии происходили большие изменения. С одной стороны, уменьшалась роль требовательных видов /но при этом интересно, что в субатлантический период встречались в Эстонии *Carpinus betulus* и *Fagus sylvatica*, особенно на западных островах/, а с другой стороны, вместе с увеличением площадей хвойных лесов, образованием /вторичных/ лугов иммигрировались и широкоареальные лесные и светолюбивые луговые растения. Но главное для этого периода

заключается в появлении многих антропофитов и апофитов — спутников человека в его культурных воздействиях на природу.

Первые поселенцы на территории Эстонии появляются в конце субарктического или в начале пребореального периода /археологические находки у берегов бывшего озера Кунда/. Это были примитивные рыбаки и охотники. Скотоводством и полеводством эти люди палеолита не занимались, и поэтому их влияние на растительный покров было минимальным. Бореальный и атлантический периоды оставили нам уже больше следов существования человека, в том числе находки, обнаруженные во внутренней части территории /по берегам рек Пярну, Эмайыги и др. местам/, но и эти люди занимались также охотой и рыболовством. Только в конце суббореального периода начинается более активное воздействие человека на природу — появляются скотоводы /примерно 3 800 лет тому назад/. Их поселения располагались уже не только по берегам рек и озер, как прежде, но и на водоразделах /но всегда в низменностях/. В том же периоде человек на нашей территории начинает заниматься полеводством. Сперва /в конце суббореального периода/ под пожоги использовались лишь незначительные площади, но к началу нашего времяисчисления скотоводство и полеводство стало основной сферой хозяйственной деятельности человека. В связи с этим все большему и большему уничтожению подвергались леса на более плодородных почвах, а на заброшенных полях развивались мелколиственные леса. Увеличилась и площадь лугов — особенно после того, когда в IV столетии /или даже в II—III вв/ широко стала применяться коса /Moora, 1955/.

По расчетам Л. Лаасимер /Laasimer, 1965/ в XIII веке было под полями и парами 4,5% площади Эстонии, а под площадями брошенных пожаров — в пять раз большая часть территории. В это время на территории Эстонии проживало примерно 200 000 человек. Последующий рост населения, возникновение городов, расширение посевных площадей, луговых угодий и пастбищ приводило все к большему и большему изменению первоначальной девственной природы, к возникновению вторичных растительных сообществ.

## 6. ЭЛЕМЕНТЫ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЭСТОНИИ

### Арктоальпийский элемент

К этому элементу мы причисляем виды, распространенные в Арктике /в различных типах тундр, нередко и в лесотундре/ и имеющие там центры массовости; после значительной меридиональной дизъюнкции они произрастают в высокогорьях субальпийского и альпийского поясов. В бореальной зоне они нередко имеют реликтные местонахождения или ведут себя здесь как реликтоиды.

Эстонские арктоальпийские виды /4I вид, 6,65%/ разделяются между двумя субэлементами — виды эварктоальпийского субэлемента распространены в высокогорьях Голарктики. К этому субэлементу принадлежит 2I вид /см. вторую главу настоящей работы/.

Эварктоальпийский субэлемент можно подразделить на варианты соответственно распространению видов в Голарктике. Большинство эстонских видов принадлежит к панголарктическо-

му /евразийско-бореоамериканскому/ варианту, и только два вида - *Rhizocarpon umbilicatum* и *Toninia syncomista* - являются евразийскими видами. У *Lobaria linita* проявляются океанические тенденции распространения. В общих чертах это - типичный арктоальпийский вид, но более распространенный в приокеанических областях /Suza, 1933/.

Виды омниарктоальпийского субэлемента, кроме арктических и гиноарктических областей, встречаются и в высокогорий Голарктики и в высокогорьях вне Голарктики. Как выше отмечено, М. Ф. Макаревич /1963/ и А. Н. Окснер /1940-1942/ относят такие виды к другим элементам, обыкновенно к мультирегиональному. Этот субэлемент охватывает 20 видов. Среди омниарктоальпийских видов самым интересным является арктоальпийно-антарктический вариант, куда входят такие виды, как *Naematoma ventosum*, *Lecanora badia*, *L. epibryon*, *L. intricata* /в Северной Америке и Канаде не встречается! - Hale, Culberson, 1966/, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia omphalodes*, *Solorina spongiosa*, *S. saccata*, *Umbilicaria vellea*. Другие омниарктоальпийские виды распространены в высокогорьях Голарктики и нередко, после значительного разрыва ареала, и в высокогорьях южного полушария. Часть из них встречаются в высокогорьях как Неотрописа, так и Палеотрописа, часть же в одном из них отсутствуют, в соответствии с чем можно выделить и варианты.

Интересным видом является *Fulgensia bracteata* /рис. I/, имеющий как-будто двойственный характер. С одной стороны, он является типичным арктическим и альпийским обитателем /мы

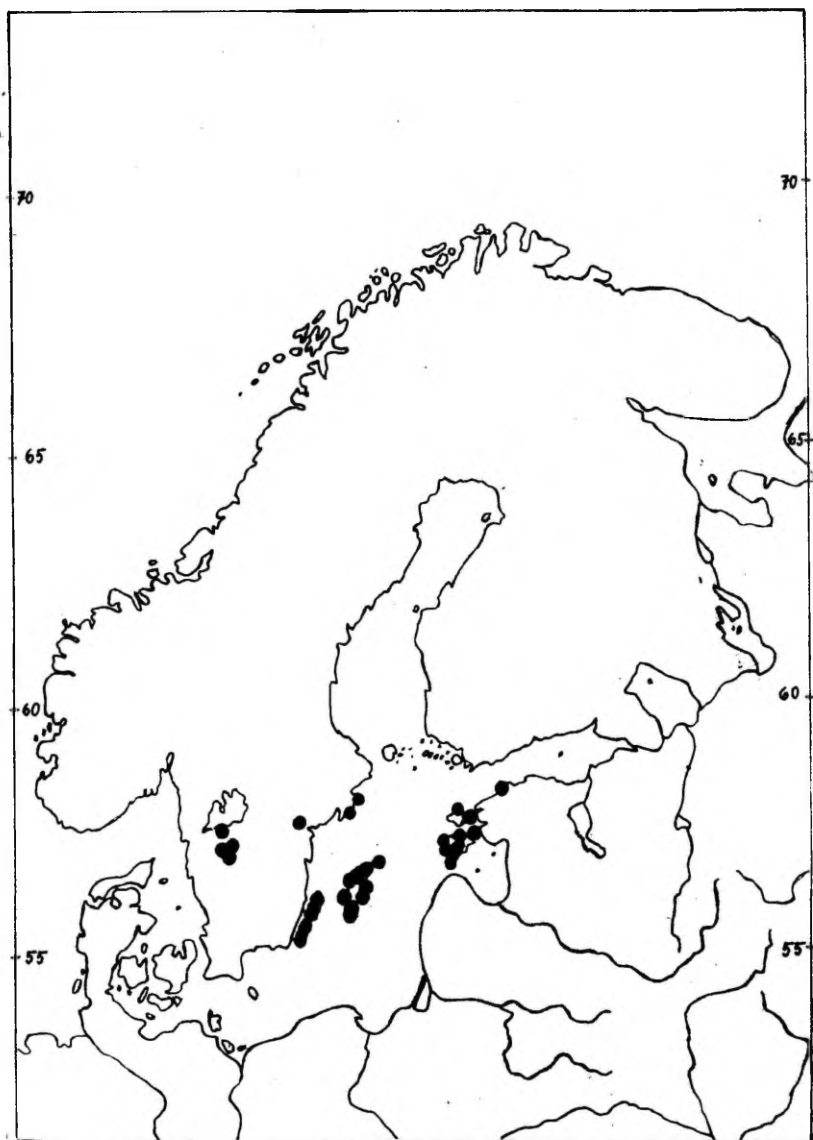


Рис. I. Местонахождения *Fulgensia bracteata* в Эстонии и в окружающих соседних областях.

собирали его, например, на Таймыре — на Тарейских и Таксатаских известняковых выходах, где он редко заходит и на дриадовне тундры; по литературным данным, встречается и на Новой Земле, Шпицбергене, в Гренландии, на Аляске, см. Nannfeldt, Du Rietz, 1952/, а с другой стороны — "континентальным" видом, встречаясь на известняковых выходах Средней Европы, в Швеции и Эстонии и являясь здесь компонентом ксерофильных растительных сообществ со многими степными видами /Reimers, 1951; Klement, 1955; Lampe u. Klement, 1958; Albertson, 1946/. А. Н. Окснер считает этот вид пльурирегиональным ксеромеридиональным видом /Окснер, 1940-1942/, или пльурирегиональным ксеротичным горным видом /Окснер, 1953/. Континентальные черты ареала этого вида выражены все же слабо /он не встречается ни в европейских, ни в среднеазиатских степях; мы, например, безрезультатно искали этот вид в степях и полупустынях Карагандинской области; не приводит этого вида для Иссык-Кульской котловины и мелкосопочной части пустыни Бетпак-Дала Андреева, 1959, 1963/. Этот вид правильнее считать кальцефильным арктоальпийским видом со слабыми континентальными чертами распространения в Европе. В Эстонии *Fulgensia bracteata* встречается на безлесных альварах западных островов. Здесь его постоянными спутниками являются такие виды, как *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Collema tenax*, *Cladonia pocillum*, *Cl. subrangiformis*, *Cl. foliacea* и др. В таких же местообитаниях этот вид встречается в Швеции на о-вах Эланд и Готланд и в Вястерготланде. Альбертсон /Albertson, 1946/ описал на





Рис. 2. *Cetraria nivalis* и *C. islandica* на альваре  
Тупенурме, о-в Муху.

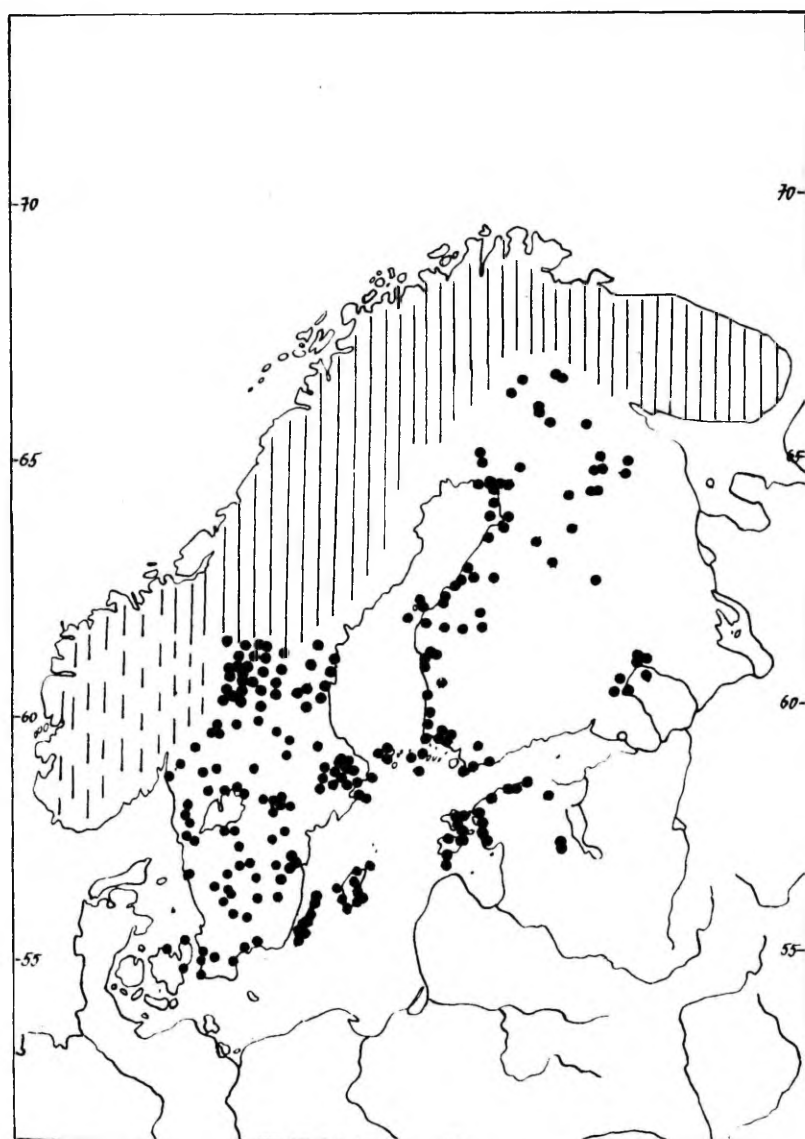


Рис. 3. Распространение *Cetraria nivalis* в Северной Европе /по Hasselrot, 1953, Hakulinen, 1962; с дополнениями/.

большом альваре Вястерготланда//"*Österplana hed*"/ консоциацию *Lecidea* (*Psora*) *desiciens* - *Fulgensia bracteata*, которая представляет интересную смесь из "континентальных" и арктических видов.

Арктоальпийские виды растут в Эстонии: 1/ на гранитных валунах и камнях /20 видов - *Verrucaria aethiobola*, *V. ceuthocarpa*, *Sphaerophorus globosus*, *Collema polycarpon*, *Lecidea confluens*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Umbilicaria vellea*, *U. cylindrica*, *U. proboscidea*, *U. hyperborea*, *U. torrefacta*, *Aspicilia cinereorufescens*, *Lecanora badia*, *L. intricata*, *Haematomma ventosum*, *Parmelia omphalodes*, *P. stygia*, *P. incurva*, *Cetraria hepatizon*, *Caloplaca elegans*/, 2/ на богатой известью почве, особенно на альварах /7 видов - *Solorina saccata*, *Toninia syncomista*, *Cladonia ecmocyna*, *Cl. elongata*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Fulgensia bracteata*/, 3/ на известняковых породах /4 вида - *Collema polycarpon*, *Solorina octospora*, *S. saccata*, *Rhizocarpon umbilicatum*/, 4/ на коре деревьев /4 вида - *Pannaria pezizoides*, *Lobaria linita*, *Lecidea cinnabarina*, *Lopadium pezizoideum*/, 5/ на песчаной почве /3 вида - *Cladonia gracilescens*, *Stereocaulon glareosum*, *Cetraria nivalis*/, 6/ на растительных остатках и на мхах /3 вида - *Nephroma arcticum*, *Ochrolechia frigida*, *Lecanora epibryon*/.

Самым распространенным арктоальпийским видом в Эстонии является *Cetraria nivalis* - 36 местонахождений /рис. 2, 3/. Распространен главным образом в западной и северо-западной частях республики, где растет на дюнах, альварах, рихковых береговых валах, пустошных лугах. Из 36 местонахождений 24

находятся на территориях, расположенных ниже литориновых береговых валов, что указывает на довольно позднее иммигрирование этого вида на территорию Эстонии. Не приходится сомневаться, что *Cetraria nivalis* встречалась в Эстонии уже в перигляциальной субарктической растительности /относительно этого имеются, естественно, только косвенные доказательства — это субфоссильные арктические виды, которые встречались в Эстонии в субарктический и пребореальный климатические периоды и которым *C. nivalis* в настоящее время постоянно сопутствует в растительности тундр/, но последующие трансгрессии Балтийского моря уничтожили его местонахождения. Возможно, что единичные местонахождения этого вида выше анциловой береговой линии являются и настоящими реликтовыми /в окрестностях Таллина, близ Тарту и Вазкюла/. Нерешенным остается вопрос — почему *Cetraria nivalis* так редко встречается в восточных частях республики, где имеется множество подходящих для него местообитаний /дюны, полуоткрытые пустошные луга/? Возможно, что решающим здесь является время. Таким образом, *Cetraria nivalis* по существу является в Эстонии не арктоальпийским реликтом, а неореликтом, или "странствующим" реликтом, или, как мы называем такие виды, реликтоидом /Trass, 1963/. Особенно бросается в глаза именно реликтоидный характер у *Cetraria cucullata*, найденного нами в 1960 г. на о-ве Вормси. Этот вид растет там на низком /4–5 м от уровня моря/ риховом приморском береговом валу, на площади примерно 5 га в ассоциации *Thymus serpyllum* — *Festuca ovina* — *Cetraria cucullata*: в кустарниковом ярусе *Juniperus*



Рис. 4. Схема пролетных путей птиц Пальмена-Мензбира в области Балтики /по Кумари, 1957/.

*communis* /в среднем 12 кустарников высотой 70–120 см на 100 м<sup>2</sup>/, в травяном ярусе *Festuca ovina* /покрытие в среднем 10%/, *Thymus serpyllum* /40%/, *Sedum acre* /1%/, *Achillea millefolium* /1%/, *Artemisia vulgaris* /5%/, *Potentilla erecta* /1%/, *Galium verum* /1%/, *Phleum phleoides* /3%/, *Anthennaria dioica* /5%/, в мохово-лишайниковом ярусе *Ditrichum flexicaule* /1%/, *Thuidium abietinum* /5%/, *Cetraria cucullata* /30%/, *Cetraria nivalis* /3%/, *Peltigera rufescens* /1%/, *Cladonia mitis* /20%/, *Cladonia elongata* /10%/, *Cetraria ericetorum* /5%/. Остров Вормси поднялся из под моря, по данным Кессель /Kessel, 1961/, в стадии моря Лимнеа, т. е. примерно 4500 лет тому назад. Такие же низкие участки, как тот, где растет *Cetraria cucullata*, поднялись из под моря 1000–2000 лет тому назад. Таким образом, иммиграция *Cetraria cucullata* на о-в Вормси происходила в недавнее время. Этот вид нашел здесь для себя подходящие условия на береговом валу с относительно открытой растительностью, интенсивно размножался и к настоящему времени образует уже большие сплошные участки. При этом "очагами" иммиграции этого вида следует считать Восточную Швецию, о-в Эланд /любопытно, что на о-ве Готланд этот вид отсутствует/ или Аландские острова, откуда фрагменты слоевища этого вида были занесены на берег о-ва Вормси морскими течениями, или птицами /*C. cucullata* размножается только фрагментами слоевища – апотеции, изидии и соредии появляются крайне редко; см. Hasselrot, 1953/. Особенно очевидным является расселение этого вида /а также других арктоальпийских и гипоарктомонанных

видов/ морскими птицами т. к. через Западную Эстонию проходит один из важнейших миграционных путей морских птиц из Северной Фенноскандии в Западную Европу /рис. 4/.

Оба вида, распространение которых мы здесь рассматривали, имеют восточнее Балтийского моря, в равнинных условиях, свою южную границу распространения в Эстонии. Южнее и юго-западнее Эстонии - в Латвии, Литве, Белоруссии в Псковской области, в Калининградской области *Cetraria nivalis* не встречается. Вновь он появляется в ФРГ, на Люнебургских пустошах, но здесь уже в местностях близких к горам /Klement, 1952/. Севернее Эстонии, в Финляндии, *C. nivalis* встречается в юго-западных частях, на Аландских островах, в западных частях страны и обильно на севере /Fagerström, 1939; Hakulinen, 1962; в обоих работах карты распространения/. В Карелии *C. nivalis* редок - известно одно местонахождение на перешейке и три местонахождения на северном побережье Ладожского озера /Räsänen, 1939/. В Ленинградской области обнаружен на берегу реки Оредежи вместе с другими арктоальпийскими видами /Еленкин, Петров, 1912/. В Швеции встречается обильно в северных частях страны, становится более редким в южном направлении, но достигает даже южного побережья Скандинавского полуострова /Nasselrot, 1953, карта распространения/. В Норвегии *C. nivalis* является доминирующим видом на субальпийских кустарничковых пустошах /Du Rietz, 1925/, но точных точечных карт о его распространении в этой стране не имеется. В Дании *C. nivalis* редок; найден несколько раз на о-ве Зеланд. Почти что та-

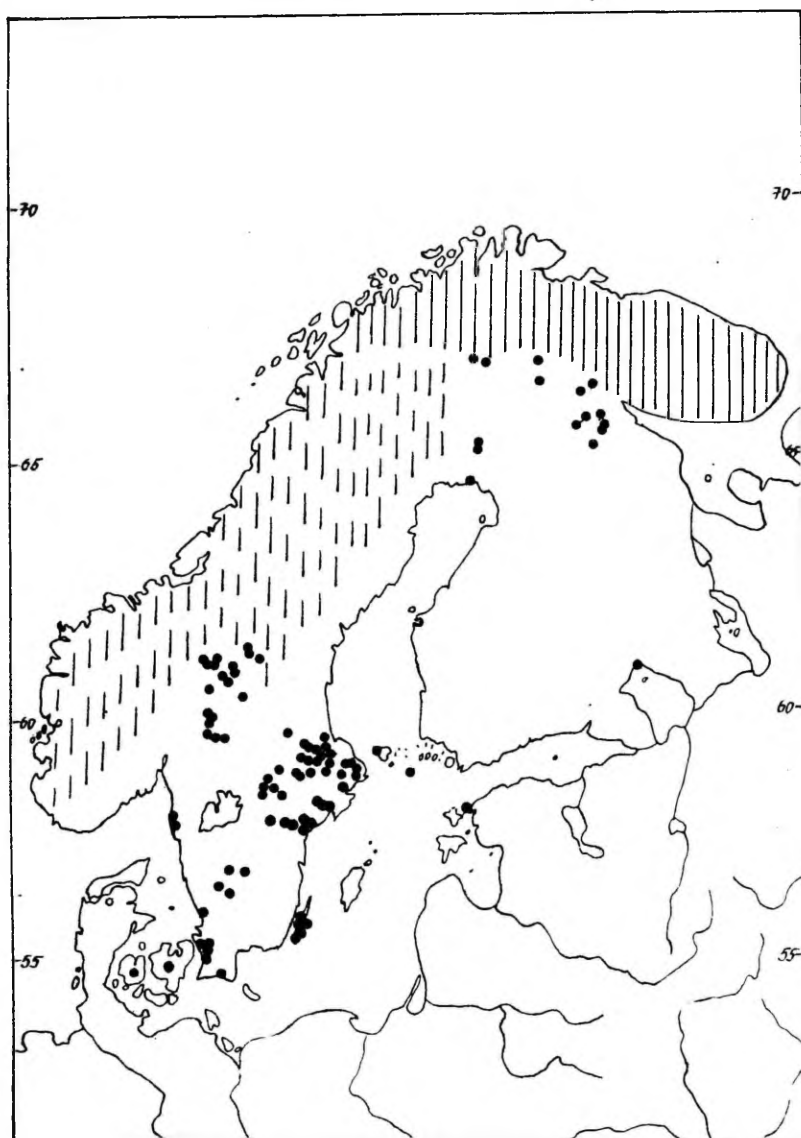


Рис. 5. Распространение *Sietraria cucullata* в Северной Европе по Hasselrot, 1953, Hakulinen, 1962; с дополнениями.



кая же картина распространения в Северной Европе вырисовывается у *Cetraria cucullata* /рис. 5/, но южнее 65-ой параллели он заметно редет, отсутствуя в средней Финляндии; в южных частях этой страны имеются только два местонахождения на Аландских островах /Nakulinen, 1962/. В Швеции *C. cucullata* - обыкновенный вид в северных частях страны, в средних и южных частях встречается также, но более редко, чем *C. nivalis*. В Дании имеются единичные местонахождения в Калландии /Lund, 1922, Andersen, 1958/.

Кроме *Fulgensia bracteata* и *Cetraria nivalis*, из арктоальпийских видов в Эстонии более распространены еще *Parmelia incurva* <sup>x/</sup> /9 местонахождений/, *P. stygia* /9/, *Cladonia esмосуна* /9/, *Parmelia omphalodes* /8/, *Solorina saccata* /8/, *Cladonia elongata* /7/. Эти, и другие виды, имеющие меньше местонахождений, как и *Fulgensia bracteata* и *Cetraria nivalis*, приурочены в своем распространении в Эстонии главным образом к западным, северо-западным и северным частям республики. Только *Lopadium pezizoideum*, *Ochrolechia frigida*, *Solorina spongiosa*, *S. saccata*, *Cladonia esмосуна*, *Cl. elongata*, *Lecidea cinnabarina*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea* и *Aspicilia cinereorufescens* имеют единичные местонахождения во внутренних частях республики.

Важно подчеркнуть, что почти все арктоальпийские виды, встречающиеся в Эстонии, имеют у нас свои южные границы распространения в равнинных условиях Северной Европы, восточнее

---

<sup>x/</sup> Обстоятельный анализ распространения этого вида в Средней Европе дал Суза /Suza, 1949/.

Балтийского моря. Это хорошо видно, например, на картах распространения *Umbilicaria hyperborea* /рис. 6/, *U. cylindrica* /рис. 7/ и *U. torrefacta* /рис. 8/. Сравнивая распространение и южные границы этих и других арктоальпийских видов восточнее и западнее Балтийского моря /см. карты в работах: Nannfeldt, Du Rietz, 1952; Hasselrot, 1953; Ahlner, 1948; Degelius, 1954/, можно заметить, что на Скандинавском полуострове они распространены дальше к югу по сравнению с областями восточнее Балтийского моря /на 1-2 градуса/, нередко достигая южной оконечности Скандинавии. Часть из них встречается и в Дании, но здесь они имеют обычно лишь единичные местонахождения. Причинами более южного распространения арктоальпийских видов в Скандинавии, несомненно, являются обилие подходящих /особенно каменистых/ субстратов и отсутствие морских преград для распространения лишайников. Таким образом, Дания находится в отношении Скандинавии примерно в таком же положении, как Эстония в отношении Финляндии.

На территории Эстонии нам известно несколько ландшафтов с высокой концентрацией арктоальпийских видов /рис. 9/. Из этих ландшафтов /условно можно их называть рефугиумами/ наиболее богата видами окрестность Таллина /19 видов/ - здешние боры на флувиогляциальных песках /Нымме, Кадака, Клемисте и др. места/, валунные поля, обнажения известняков, литориновые и анциловые береговые валы. К сожалению, многие местопроизрастания редких арктоальпийских /и других/ видов лишайников /а также высших растений/ здесь за последние

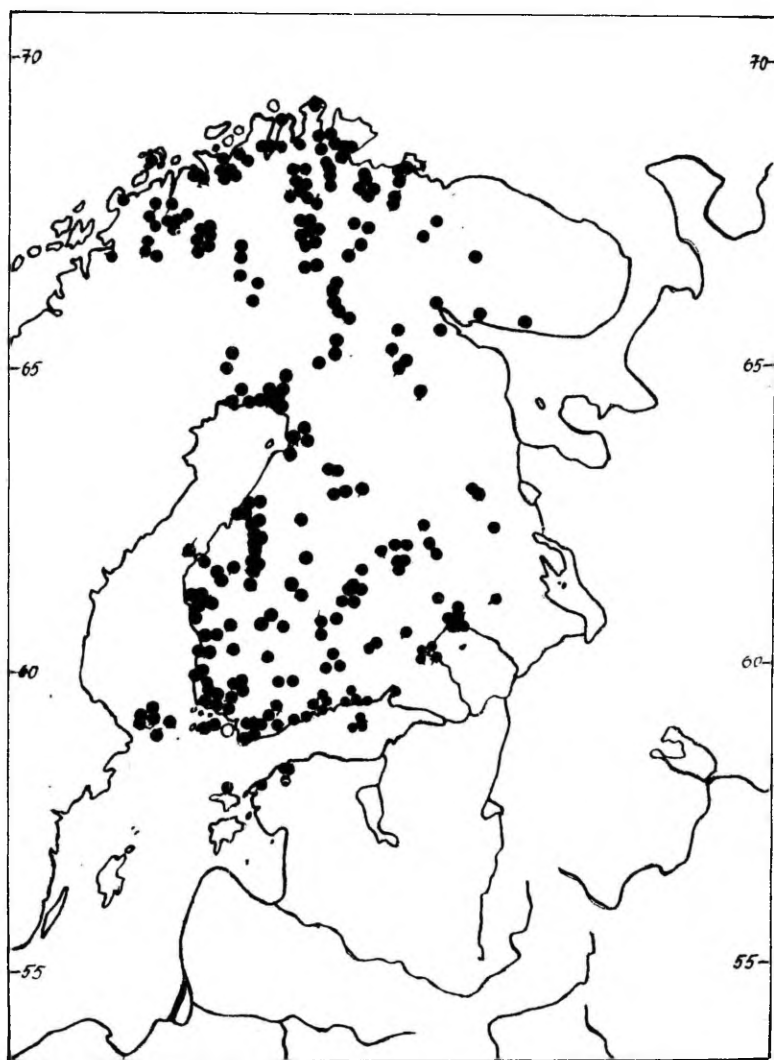


Рис. 6. Распространение *Umbilicaria hyperborea* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Nakulinen, 1962; с дополнениями/.

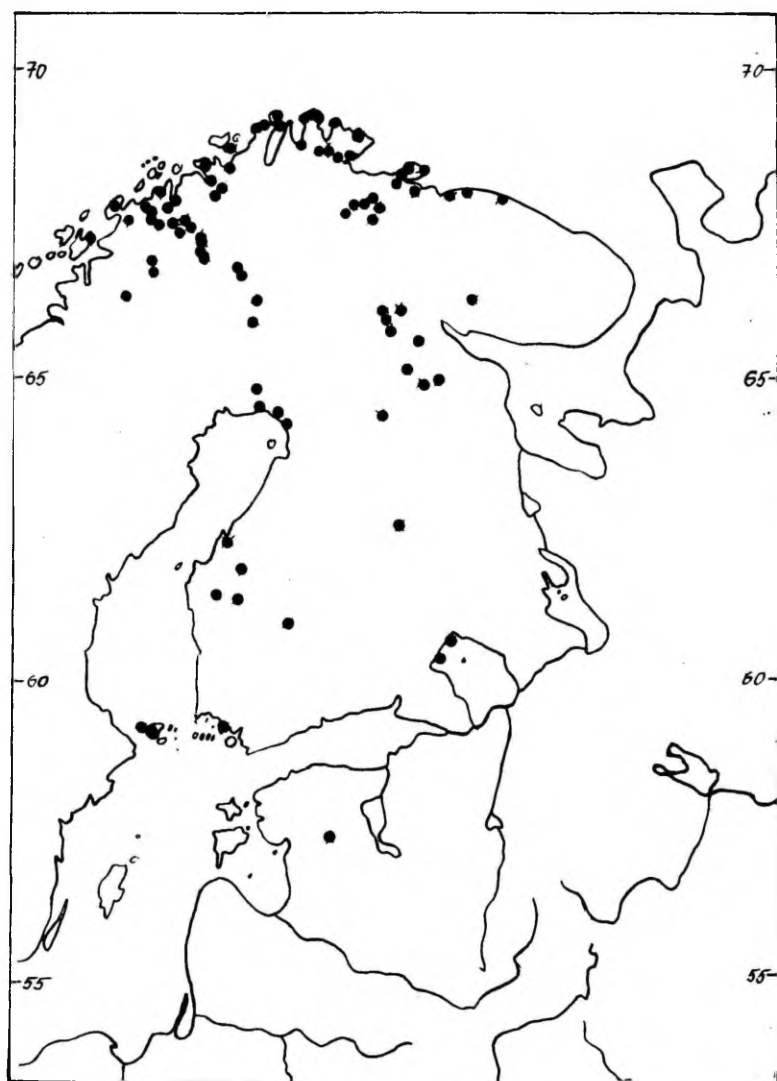


Рис. 7. Распространение *Umbilicaria cylindrica* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Nakulinen, 1962; с дополнениями/.

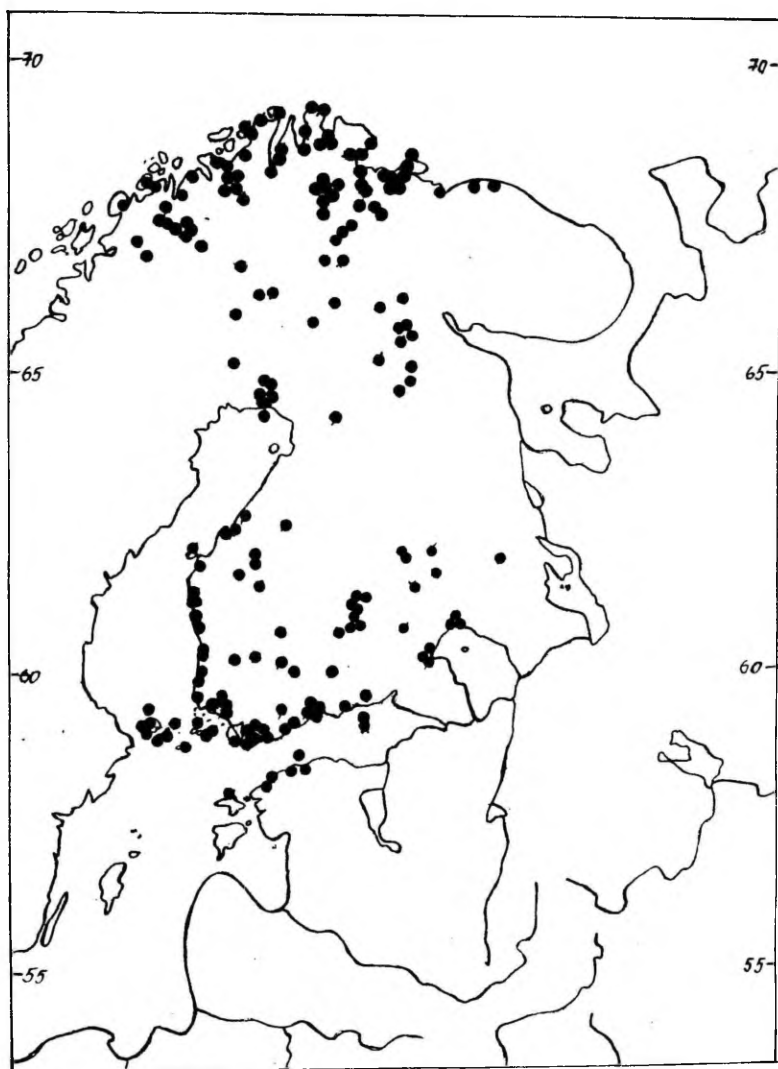


Рис. 8. Распространение *Umbilicaria torrefacta* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Hakulinen, 1962; с дополнениями/.

Рис. 9. Местности /"рефугиумы"/ с высокой концентрацией аркто-альпийских видов в Эстонии /цифры обозначают количество видов в ограниченном, по природным условиям более или менее гомогенном ландшафте/.

десятилетия уничтожены. В окрестностях Таллина сохранились еще *Cetraria nivalis*, *Stereocaulon vesuvianum*, *St. glareosum*, *Parmelia incurva*, *P. stygia*, *P. omphalodes*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. torrefacta*, *Solorina saccata*, но с расширением города Таллина и местопроизрастания этих видов, по всей вероятности, в течение ближайшего времени будут уничтожены. Из других ландшафтов более богатыми видами являются остров Муху и восточная часть о-ва Хийумаа /в обоих по 10 арктоальпийских видов/ с их альварами, обнажениями известняковых отложений и валунными полями. Сохранение арктоальпийских видов /на о-ве Муху, например, обильно произрастают *Solorina spongiosa*, *S. octospora*, *S. saccata*, *Fulgensia bracteata* и др./ в этих местопроизрастаниях более обеспечено, так как эти виды нередко растут там в заказниках или на объектах, взятых под охрану природы /береговой уступ Тупе-нурме, Югу и др., рис. 10/. Чрезвычайно интересным местопроизрастанием арктоальпийских /а, кроме того, и редких ги-поарктомонтанных и бореальных/ видов является "валунный лес" между Ныва и Вяррику /рис. II/, в северо-западной части республики /под охраной природы/. Здесь обильно встречаются *Solorina saccata*, *Umbilicaria torrefacta*, *Cladonia esmosyna*, *Parmelia incurva*, *P. omphalodes* а кроме них еще *P. centrifuga*, *P. fraudans*, *P. sorediosa*, *Ochrolechia androgyna*, *Umbilicaria deusta*, *U. polyphylla*, *U. ployrrhiza*, *U. pustulata* и др. Сравнительно много арктоальпийских видов встречается еще на полуострове Сырве о-ва Сааремаа /8/ и на о-ве Вормси /7/. В более восточных частях республики





Рис. 10. Известняковые скалы в Тупенурме, о-в Муху; местонахождение *Solorina saccata*, *S. spongiosa*, *S. octospora*, *Fulgensia bracteata*.



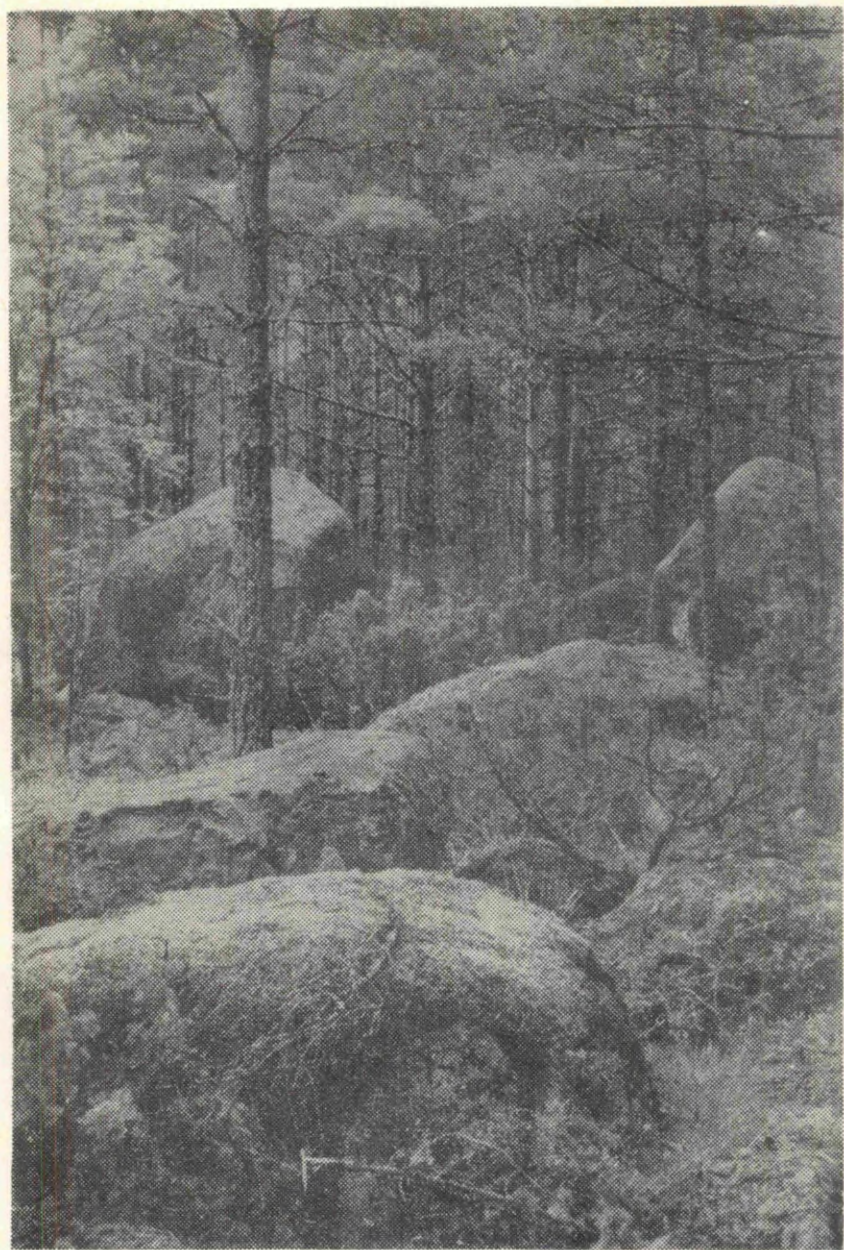


Рис. II. Рефугиум /"валунный лес"/ арктоальпийских видов между Ныва и Варику в Северо-Западной Эстонии.

таких убежищ не имеется, только в окрестностях Варангу /в экотопах с меловыми пластами под маломощным гумусовым горизонтом/ встречаются 3 вида /*Cladonia elongata*, *Cl. esopus*-на, *Solorina saccata*/ и недалеко от Варангу, в Вийке-Маарья - 1 вид /*Lecidea cinnabarina*/.

Среди арктоальпийских видов много очень редких - 17 видов /41,5%/ имеют по одному местонахождению. Среднее количество местонахождений на один вид - 4,2.

Из 173 известных нам к настоящему времени местонахождений арктоальпийских видов только 40 находятся выше анциловой и 49 - выше литориновой вереговой линий. Это указывает на то, что большинство местообитаний арктоальпийских видов заселено не ранее, чем в бореальный климатический период, а многие, по-видимому, еще позднее, т. е. - большинство арктоальпийских видов в Эстонии является реликтоидами. Очагами иммиграции этих видов являются в большинстве случаев восточный берег Швеции, о-ва Эланд и Готланд, Аландские острова, южный берег Финляндии и Карелия.

Если сравнить арктоальпийский элемент лишайников с тем же элементом среди цветковых растений, то сразу бросается в глаза, что среди лишайников видов этого элемента намного больше. Липпмаа /Lippmaa, 1935/ считал арктическими видами в Эстонии *Carex glareosa* и *Rubus arcticus*, а арктоальпийскими - *Selaginella selaginoides*, *Poa alpina*, *Carex magellanica* x/, *C. capillaris*, *Salix lapponum*, *Betula nana*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium alpinum*, *Draba incana*, *Saxifraga* x/

Вернее - *C. irrigua*.

*adscendens*, *S. hirculus*, *Potentilla crantzii*, *Empetrum nigrum*, *Primula farinosa*, *Pinguicula alpina*, *Saussurea alpina* /18 видов, примерно 2% флоры/. Лаасимер /Laasimer, 1965/ перечисляет в группе "виды с арктическим и аркто-монтан-ным ареалом" 13 видов, включая в эту группу и *Oxytropis sordida*, *Polystichum lonchitis*, *Alchemilla glomerulans* и *A. filicaulis*. Во всяком случае видов, имеющих свои центры массовости в арктических, гипоарктических и альпийских областях во флоре папоротникообразных, голо- и покрытосеменных растений в Эстонии не больше 25. В то же время среди лишайников их 41, а если учесть и 45 гипоарктомонтанного вида, то раз-ница становится еще более разительной. Чем же объяснить оби-лие арктоальпийских видов лишайников в Эстонии, по сравнению с тем же элементом среди высших растений? Нам кажется, что это обусловлено двумя причинами. Первая вытекает из природы лишайников - их нетребовательности, медленности роста, длительности существования, сравнительно низкой зависимости многих видов от условий субстрата, большой экологической пластичности. Особенно это касается литофильных видов /а среди эстонских арктоальпийских видов они составляют 50%/. А. Н. Окснер /1946 : 483/ пишет: "Обладая в самых широких границах способностью к адаптации, лишайники гораздо свобод-нее, чем цветковые растения, выживают в неблагоприятных ус-ловиях далеко от основной части своего ареала и дают ирра-диации за пределы области развития географического элемента, к которому они относятся." Вторая причина - сравнительное обилие подходящих для арктоальпийских видов субстратов в Эс-

тонии /валуны, полуоткрытые растительные сообщества альваров, береговых валов, пустошных лугов, дун и пр./. Но необходимо учесть и то обстоятельство, что в арктической флоре /в целом/ вообще видов лишайников больше, чем высших растений.

### Гипоарктомонтанный элемент

В гипоарктомонтанный элемент входят виды, распространенные главным образом в Гипоарктике /Орцев, 1966/, в Бореальной зоне /некоторые виды достигают и Неморальной зоны/ и после разрыва ареала в более южных областях в средних /хвойно-лесных/ поясах гор /Окснер, 1940-1942; Лазаренко, 1956; Макаревич, 1963/.

Большинство из 45 гипоарктомонтанного вида /6,7%/ принадлежит к эвгипоарктомонтанному субэлементу /распространение ограничивается у них Голарктикой/ и только 8 видов /*Cladonia decorticata*, *Cl. deformis*, *Lecidea cyathoides*, *Leptogium lichenoides*, *L. tenuissimum*, *Rinodina conradi*, *Staurothele lithina*, *Umbilicaria deusta*/ следует считать омнигипоарктомонтанными, так как имеются данные об их произрастании и в горах вне Голарктики.

Из видов эвгипоарктомонтанного субэлемента большинство принадлежит к циркумполярно-монтанному варианту. Европейскому варианту принадлежит *Calicium corupellum*, а евразийскому - *Lecanora hypopta*, *Parmelia disjuncta* и *Pertusaria sommerfeltii*.

Виды, входящие в гипоарктомонтанный элемент, не образуют особенно четкую и резко различаемую от некоторых

других элементов группу. Обыкновенно они не встречаются в настоящих арктических тундрах /или попадают там только изредка/, и в таких случаях их удается довольно определенно различить от арктических и арктоальпийских видов. Но имеются и виды, которые сравнительно часто встречаются в арктических тундрах /*Cladonia amaurocraea*, *Ochrolechia androgyna*, *Physcia muscigena* и др./, центры массовости имеют в Гипоарктике, в Бореальной зоне идут довольно далеко на юг, а, кроме того, встречаются в средних поясах гор и достигают даже субальпийских и альпийских поясов. Такие виды образуют переходную группу между арктоальпийским, арктомонтанным /Макаревич, 1963/ и гипоарктомонтанным элементами. В пределах Бореальной зоны Европы гипоарктомонтанные виды распространены несколько иначе, чем арктоальпийские виды: многие из них сравнительно часто встречаются во всей Бореальной зоне хвойных лесов, достигают южной границы этой зоны и внедряются даже в зону смешанных и широколиственных лесов. Их связанность со средними горными поясами хвойных лесов немного слабее, чем у арктоальпийских видов с субальпийским и альпийским поясами. О некоторых видах, включенных в гипоарктомонтанный элемент М. Ф. Макаревич /1963/ и другими, никак нельзя сказать, что они после гипоарктических областей в южном направлении снова массово появляются именно в горных лесах. Например, такие виды, как *Cetraria juniperina*, *Cladonia acuminata*, *Cl. cyanipes*, *Cl. deformis*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Ochrolechia androgyna*, *Parmelia solediosa*, *Peltigera aphthosa*, *P. variolosa* и др., прости-

раются в равнинных условиях относительно далеко на юг и не встречаются там заметно реже, чем в горных условиях. Поэтому мы предпочли бы называть данную группу видов гипоарктобореальными /или просто арктобореальными/. Но так как понятие 'гипоарктомонтанный' к настоящему времени уже широко внедрилось в лихеногеографию, мы здесь применяем этот термин.

В Эстонской ССР гипоарктомонтанные виды растут: 1/ на гранитных валунах и камнях /17 видов - *Ascarospora sinopica*, *A. smaragdula*, *Aspicilia caesiocinerea*, *Catocarpon hochstetteri*, *Lecanora atrypa*, *L. cenisia*, *Lecidea cyathoides*, *Ochrolechia androgyna*, *Parmelia centrifuga*, *P. disjuncta*, *P. fraudans*, *P. sorediosa*, *Physcia intermedia*, *Ph. teretiuscula*, *Kinodina conradi*, *Umbilicaria deusta*, *Verrucaria mauroides*/, 2/ на песчаной почве /9 видов - *Baeomyces carneus*, *Cladonia acuminata*, *Cl. alpicola*, *Cl. amaurocraea*, *Cl. cyanipes*, *Cl. deformis*, *Peltigera aphthosa*, *P. variolosa*, *P. venosa*/, 3/ на растительных остатках и мхах /7 видов - *Caloplaca stillicidiorum*, *Leptogium lichenoides*, *L. tenuissimum*, *Ochrolechia androgyna*, *Peltigera aphthosa*, *P. scutata*, *Physcia muscigena*/, 4/ на коре деревьев /8 видов - *Buellia insignis*, *Cetraria juniperina*, *Lecidea lucida*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Ochrolechia androgyna*, *Peltigera scutata*, *Pertusaria sommerfeltii*, *P. protuberans*/, 5/ на древесине /5 видов - *Buellia insignis*, *Calicium corynellum*, *Lecanora hypopta*, *L. subintricata*, *Xylographa abietina*/, 6/ на богатой известью почве /4 вида - *Aspicilia verrucoso-*



sa, *Cetraria juniperina*, *Cladonia alpicola*, *Leptogium tenuissimum*/, 7/ на торфянистой почве /2 вида - *Cladonia cyanipes*, *Cl. deformis*/ и 8/ на известняковых обнажениях /2 вида - *Collema undulatum*, *Staurothele lithina*/.

Самыми распространенными гипоарктомонтанными видами в Эстонии являются *Cetraria juniperina* /36/, *Cladonia deformis* /39/, *Ochrolechia androgyna* /38/, *Peltigera aphthosa* /4I/, *P. variolosa* /25/, *Umbilicaria deusta* /46/. Довольно много местонахождений имеют и *Cladonia acuminata* /25/, *Cl. cyanipes* /25/, *Parmelia solediosa* /23/, *Leptogium lichenoides* /16/, *Parmelia centrifuga* /16/. В общем, среди гипоарктомонтанных лишайников, по сравнению с арктоальпийскими, значительно больше обыкновенных, часто встречающихся видов. Если на 4I арктоальпийского вида приходится 170 местонахождений, то на 45 гипоарктомонтанных видов их приходится 415. /т. е. у арктоальпийских видов на каждого приходится в среднем 4,2 местонахождения, у гипоарктомонтанных - 9,2; но при этом видов с одним местонахождением у обоих 17, т. е. у арктоальпийских видов 4I,5%, у гипоарктомонтанных - 37,8%/. При этом картина распространения гипоарктомонтанных видов на территории республики выглядит иначе, чем распространение арктоальпийских видов. Хотя и гипоарктомонтанные виды имеют также много "рефугиумов" /ландшафтов с более высокой концентрацией видов этого элемента/ в северных, северо-западных и западных частях республики, причем наибольшее количество их произрастает /как и у арктоальпийских видов/ в северо-западной части Эстонии, в окрестностях Таллина, они более равно-

мерно распределены по нашей территории. Особенно интересным фактом является их многочисленное произрастание в Средней и Юго-западной Эстонии /рис. 12/. Бросаются в глаза и более ясно выраженные "рефугиумы" на западных островах арктоальпийских, чем гипоарктомонтанных видов. При этом на острове Муху встречается 10 арктоальпийских видов и нет ни одного гипоарктомонтанного вида!

Из отдельных видов гипоарктомонтанного элемента некоторые являются лихеногеографически особенно интересными. Так, например, в Эстонии встречается сравнительно часто *Cladonia acuminata*. Из соседних с Эстонской ССР областей и стран этот вид встречается в Финляндии в северных и южных частях, в средних редок /в гербарии Н и ТУ имеется особенно большой материал из Куусамо/, в Швеции собран главным образом в северных частях в Лапландии /Ahlner, 1938, 1940; Magnusson, 1946/, в Карелии имеются местонахождения на северном побережье Ладожского озера /Räsänen, 1939/, в Латвии найден у Сильциемса недалеко от Риги /Miške, 1940/. В Польше и Чехословакии встречается в Татрах, в ГДР, ФРГ и Швейцарии редко в равнинных условиях, несколько чаще в горах /Sandstede, 1931; Migula, 1931; Lettau, 1955/. На севере *Cl. acuminata* встречается в лесотундрах, из арктических тундр не известен. Мы этот вид собирали на Кольском полуострове, в Хибинах - в северной тайге на подножьях гор, а в 1962 г. нашли в Карагандинской области, в низких Каркаралинских горах, расположенных среди сухостепей.

*Cladonia cyanipes*, довольно часто произрастающий в





Эстонии на верховых болотах, встречается в Финляндии только в северных частях, в Скандинавии распространен сравнительно далеко на юг /Hasselrot, 1953, карта II/, а в Дании отсутствует. В Латвии мы нашли этот вид на двух болотах в юго-восточной части республики. В Средней Европе встречается главным образом в горах, заходя и в альпийский пояс. По сравнению с другими гипоарктомонетанными видами, *Cl. cyanipes* распространен дальше на север — встречается на Новой Земле, в арктических областях Аляски, на Чукотке. Мы находили этот вид в Хибинах, на Таймyre /Тарей/ и на Камчатке /северный склон долины Гейзерной, *Pinetum pumilae*; Трасс, 1963/.

Интересно распространен в Эстонии *Parmelia sorediosa*, который в послевоенное время был нами обнаружен в 23 местонахождениях. Он встречается довольно часто в двух частях республики — в северной и западной с одной, и в юго-восточной с другой стороны, отсутствуя в средних частях. Этот вид /как и предыдущий/ встречается в Арктике /например, на Таймyre/ и проникает далеко на юг /встречается в Средней Европе, но здесь больше в горах; по Пельту, Foelt, 1962 : 461 — бореомонетанный вид/.

Более ясный характер арктийца выражается у *Parmelia centrifuga* /Suza, 1948, считает его даже арктоальпийским видом/. В равнинных условиях он достигает своей южной границы в Южной Швеции /см. карты у Hasselrot, 1953; Nannfeldt, Du Rietz, 1952/ и в Эстонии, появляясь снова в горах Средней Европы /в лесном и субальпийском поясах/ и только изредка попадает в негорных экотопах. На севере *P. centrifuga* наиболее обильно встречается в Гипоарктике, но местами /на Новой Земле,

Вайгаге, Таймыре/ не редок и в безлесных тундрах. В Эстонии *P. centrifuga* встречается лишь в западной и северо-западной частях ее.

*Umbilicaria deusta* включили мы в этот элемент с большими сомнениями. Этот вид, местообитаниями которого являются валуны в хорошо освещенных местах, в Европейской части своего ареала более обыкновенен в Бореальной зоне. В Восточной Финляндии он, например, наиболее обильно встречается в юго-восточной части Финляндии /рис. 13/. В Восточной и Средней Европе он встречается местами обильно, хотя и отчасти отсутствует на больших территориях /для Украины, например, не приводится Окснером, 1937/. В Средней Европе встречается как в горах, так и в равнинных условиях, причем доходит до Средиземноморских областей. В Гипоарктике *U. deusta* встречается местами обильно /например, в Хибинах/, а в более восточных лесотундрах редко. В Эстонии *U. deusta* — часто встречающийся вид в западных и северо-западных районах, на востоке же встречается редко.

Если большинство эстонских арктоальпийских видов имеет на территории республики в равнинных условиях восточнее Балтийского моря свою южную границу распространения, то среди гипоарктомонетанных видов много таких, которые распространены и дальше к югу /*Cetraria juniperina*, *Cladonia acuminata*, *Cl. cyanipes*, *Cl. deformis*, *Leptogium lichenoides*, *L. tenuissimum*, *Ochrolechia androgyna*, *Parmelia sorediosa*, *Peltigera aphthosa*, *P. verruculosa*, *Umbilicaria deusta*, *Xylographa abietina* и др./. Такое же положение наблюдается и в Скандинавии. Если арктоальпийские виды имеют южные границы

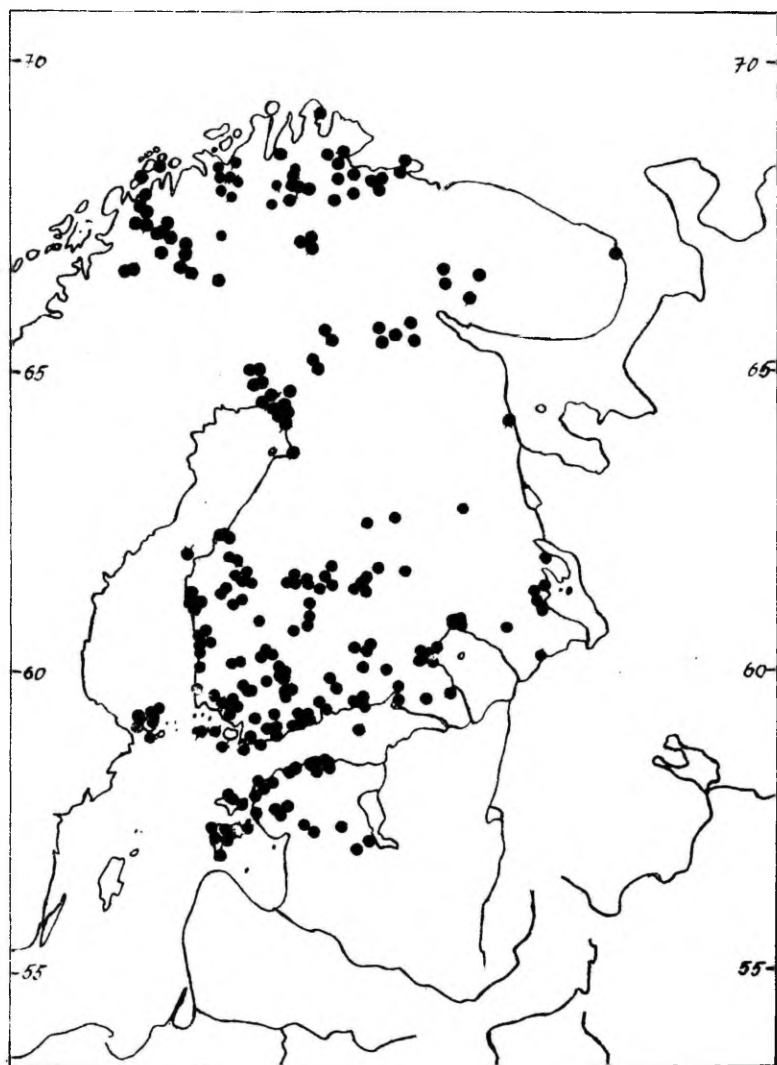


Рис. 13. Распространение *Umbilicaria deusta* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Наккинен, 1962; с дополнениями/.

распространения в средних или /реже/ в южных частях полуострова, то гипоарктомонтанные виды являются здесь "проходящими", встречаясь также и в Дании.

Среди гипоарктомонтанных видов встречаются различные кронанты. Некоторые из них, по всей вероятности, встречались здесь уже в перигляциальной субарктической флоре, и являются, возможно, в современной флоре реликтами /*Cladonia alpicola*, *Parmelia centrifuga*/, так как по крайней мере часть местобитаний этих видов находится в настоящее время в ландшафтах, расположенных выше Йолдиевой береговой линии. Большинство же видов следует отнести к реликтоидам, проникшим в Эстонию в бореальный климатический период. При этом очагами иммиграции могли служить не только более северные и западные, но также и южные и восточные области /особенно это касается эпифитов/.

### Бореальный элемент

К этому элементу обыкновенно причисляют виды, распространенные /и имеющие центры массовости/ в Бореальной зоне хвойных лесов Голарктики. Кроме того, бореальные виды часто вторгаются и в другие /как более южные, так и северные/ растительно-климатические зоны и поднимаются в горы /даже до субальпийского пояса/. Такие виды в нашей схеме деления элементов относятся к эвбореальному субэлементу. А.Н.Окснер /1940-1942, 1944/ выделил в качестве самостоятельного элемента группу видов, распространенных также главным образом в Бореальной зоне Голарктики, но проникающих и за пределы Голарктики - в области с более или менее подходящими Бореальной зоне климатическими условиями

/умеренно-холодные области/. Этот элемент А. Н. Окснер называл нотобореальным. Учитывая то обстоятельство, что многие нотобореальные виды /по крайней мере северо-европейские/ обильно встречаются и являются характерными для хвойно-лесной зоны, мы считаем возможным включить их в бореальный элемент в ранге субэлемента.

В лишенофлоре Эстонии мы установили 149 видов /22,0%/ бореального элемента. Из этого числа 129 видов относятся к эвбореальному, а 20 - к нотобореальному субэлементу.

Наибольшее количество бореальных видов /81/ растет на коре деревьев, на втором месте находятся эпиксисы /42/, на третьем - эпилиты на силикатных валунах /30/, на четвертом - эпигейды, произрастающие на песчаных почвах /20/. Меньше кальцефильных эпилитов /17/, эпигейных видов на торфянистой почве /10/ и богатой известью почве /5/, видов, произрастающих на растительных остатках и мхах /7/ и на девонских скалах /4/.

Среди бореальных видов имеется сравнительно много очень редких видов - 39 видов /26,2%/ имеют каждый только по одному местонахождению. В то же время имеется и ряд широко распространенных, повсеместных видов - *Stereocaulon tomentosum* /67/, *Parmelia olivacea* /66/, *Alectoria implexa* /58/, *Parmeliopsis ambigua* /54/, *Parmelia exasperatula* /51/, *Cornicularia aculeata* /50/, *Cladonia glauca* /46/, *Parmelia isidiotyla* /43; рис. 14/, *Hypogymnia tubulosa* /40/, *Cladonia botrytes* /38/, *Lecanora collocarpa* /36/, *Cetraria ericetorum* /35/, *Cladonia alpestris* /35; рис. 15/ и др. Среднее ко-

числeство местонахождений на один вид - 10,9.

Иммиграция бореальных видов на территорию Эстонии могла начаться уже в субарктический климатический период, особенно во время межстадиального потепления аллерёд, когда свободные от Балтийского и местных ледниковых озер участки территории были заселены островными лесами из сосны, ели, березы и ольхи. Правда, во время прохладного "верхнего дриаса" лесная растительность, по всей вероятности, отступила на юг, но это не мешало, по нашему мнению, просуществовать устойчивым бореальным видам в неблагоприятных для них экологических условиях, переселившись на другие субстраты. В лихенологической литературе имеется много данных о том, что в периферийных, с депрессивными условиями частях ареала лишайники способны менять субстраты, переходить в другие микроэкоотопы, условия, которые позволяют им существовать в общем в неблагоприятной обстановке /Degelius, 1935; Окснер, 1946/. Такое явление мы могли наблюдать на Таймыре, в окрестностях Тарем. Общепризнано, что сибирская тайга во время постгляциального климатического оптимума распространялась на несколько сот километров севернее, чем в настоящее время. Древесной растительностью была заселена и большая часть Таймырского полуострова. Позднее лес отступил к югу, и сейчас граница лесотундры проходит, например, на 300-400 км южнее Тарем. Изучая лишенофлору больших ерниковых зарослей /*Betula tundrae*/, мы обнаружили на ветвях чрезвычайно богатую и интересную лишенофлору. Все ветви были почти сплошно покрыты снизу *Cetraria* /*Nephromopsis*/ *ciliata* - *Parmelia septen-*



Рис. 14. *Parmelia isidiotyla* на валуне у Вески в Северо-Западной Эстонии.





Рис. 15. *Cladonia alpestris* на верховом болоте Кареда-Кой-  
ги, О-В Сааремаа.

trionalis, о видовом составе которой дано некоторое представление следующие описания /оценки обилия видов по пятибалльной шкале: 5 - очень обильно, 4 - обильно и т. д./.

Таблица 2

В и д ы	о п и с а н и я				
	1	2	3	4	5
<i>Cetraria ciliata</i>	5	4	5	3	5
<i>Parmelia septentrionalis</i>	3	2	1	4	2
<i>Pertusaria protuberans</i>	3	2	2	4	1
<i>Cetraria pinastri</i>	1	-	1	-	1
<i>Cetraria chlorophylla</i>	1	-	-	-	-
<i>Parmelia sulcata</i>	1	-	-	-	-
<i>Parmeliopsis ambigua</i>	-	-	-	-	1
<i>Alectoria jubata</i>	-	1	-	1	-
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	-	1	1	-
<i>Physcia aipolia</i>	1	-	1	-	1
<i>Lecanora scilocarpa</i>	-	-	1	-	-
<i>Lecidea limitata</i>	-	1	-	-	-
<i>Arthopyrenia</i> sp.	1	1	-	1	1

Та же синузия, но, естественно, более богатая видами, встречается на ветвях и стволах хвойных пород лесотундры и северной тайги.

Возникает вопрос: каким образом эти связанные в основном с хвойными породами /особенно лиственницами/ виды лишайников отлучились так далеко от лесотундры и лесов? Здесь

может быть два ответа: или они реликты климатического оптимума лесного и лесотундрового периода на Таймыре, или же проникли на Таймыр позднее, в тундровый период, и нашли в ерниковых зарослях подходящие условия для своего существования и размножения. Мы склонны придерживаться первого объяснения. Большинство видов, обитающих на ветвях ерника, не имеет особенно эффективных, обеспечивающих быстрое распространение способов размножения. Оба характерных вида - *Cetegaria ciliata* и *Parmelia septentrionalis* - не имеют ни соредиев, ни изидиев /но обильно плодоносят/. Размножение при помощи фрагментов слоевища у них слабо выражено. Маловероятно, что они /а также и некоторые другие виды этой синузии/ проникли так далеко на север при помощи спор. В лихенологии в общем установлено, что этот способ размножения, базирующийся на случайной встрече спор и водорослей, не является особенно эффективным. Таким образом, можно полагать, что виды этой своеобразной синузии нашли с отступлением леса для себя экологическое убежище в кустарничковом ярусе лесных /или лесотундровых/ фитоценозов, в ерниковых зарослях.

Аналогично могла протекать и динамика ранней бореальной флоры на территории Эстонии - естественно, с тем различием, что после "верхнего дриаса", в пребореальный и бореальный климатические периоды, территория Эстонии вновь была покрыта лесами, и преобладающие эпифитные бореальные виды нашли себе оптимальные экологические условия на коре разных древесных пород. К концу бореального климатического периода

большая часть видов бореального элемента достигла Эстонии. Только связанные с елью виды /а их не особенно много, коэффициент общности флор сосны и ели колеблется в пределах от 75 до 80%/ могли иммигрировать позднее, в атлантический и суббореальный периоды, когда ель снова появилась на территории Эстонии.

В мигрантном составе бореальных видов, несомненно преобладают восточные /а также юго- и северо-восточные/ виды; основная часть ареала большинства видов расположена в этих направлениях от Эстонии. В динамике хвойных пород спонтанной флоры Эстонии /а их только четыре - *Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Juniperus communis* и *Taxus baccata*; в позднем плейстоцене, очевидно, в Эстонии встречалась и *Picea obovata*/ отражается, в основном, и динамика бореальных видов лишенофлоры Эстонии. Конечно, в течение последнего тысячелетия /и особенно в течение последних столетий/ прибавился еще один чрезвычайно сильный, а именно - антропогенный фактор, вызвавший сокращение лесных площадей, и тем самым и уменьшение встречаемости бореальных эпифитных видов. Такие виды, например, как *Usnea longissima*, *Letharia divaricata* /рис. 16/, *L. mesomorpha* /рис. 17/, *Varicellaria kemensis*, *Hypogymnia bitteriana*, *Coniocybe furfuracea*, *Ramalina minuscula* и др., несомненно, встречались в прежние времена более обильно, чем в настоящее время.

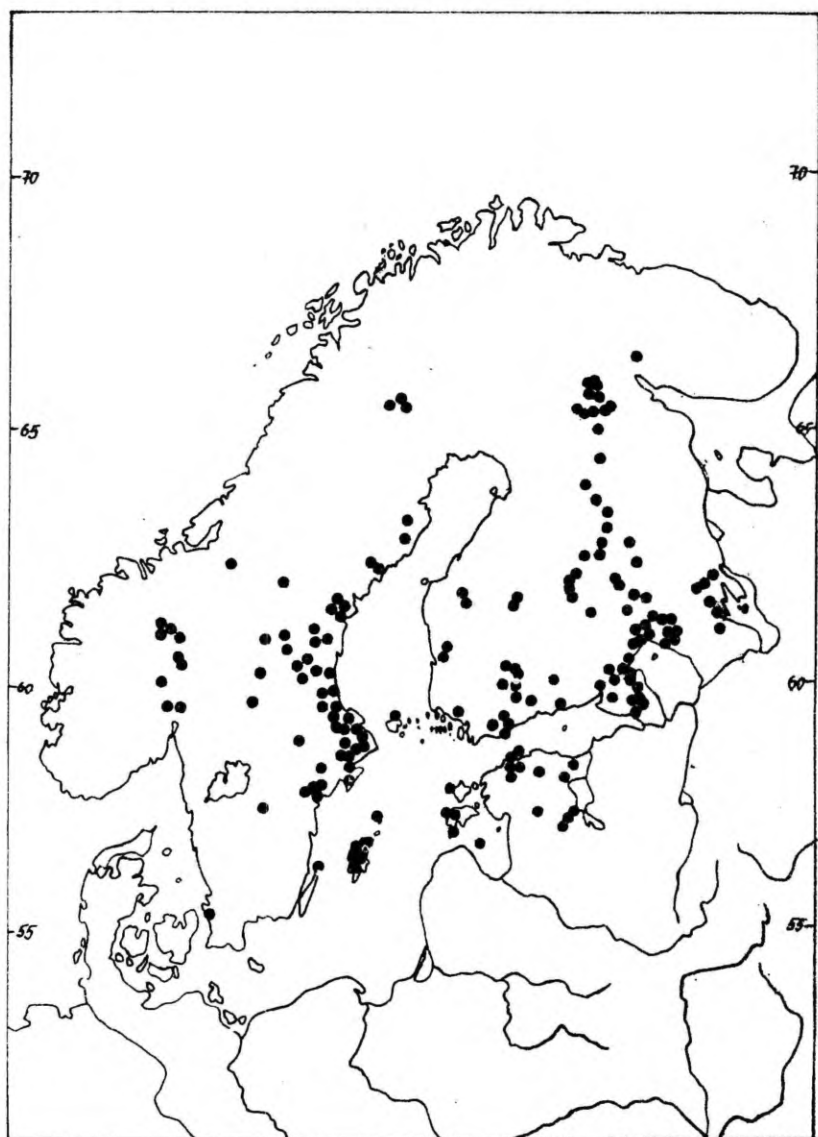


Рис. 16. Распространение *Letharia divaricata* в Северной Европе /по Nilsson-Degelius, 1929, Ahlner, 1937, 1948; с дополнениями/.

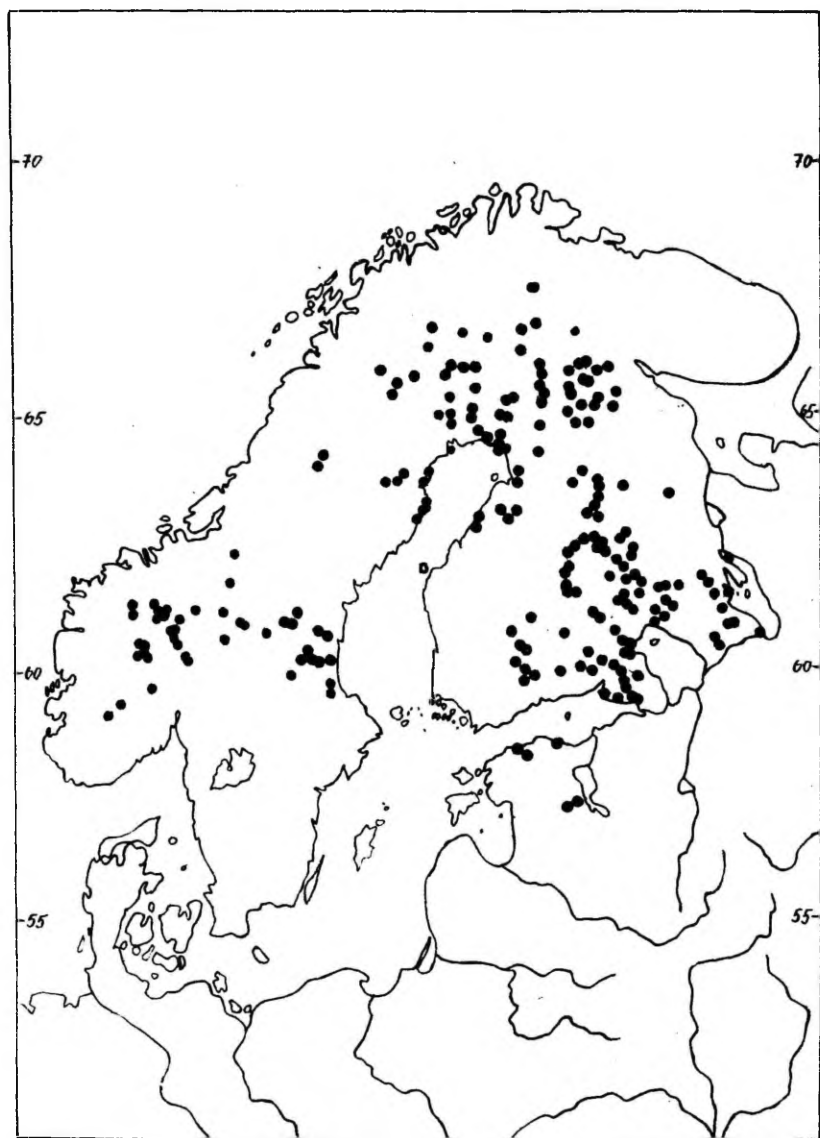


Рис. 17. Распространение *Letharia mesomorpha* в Северной Европе /по Ahlner, 1937, 1948; с дополнениями/.

### Неморальный х/элемент

Неморальный элемент охватывает виды, "ограниченные областью распространения широколиственных лесов" /Окснер, 1946 : 475/. Киевские лишенологи, широко внедрившие этот термин А. С. Лазаренко /1944, 1956/ относят к неморальному элементу виды, встречающиеся только в зоне широколиственных лесов Голарктики. Как мы уже выше указывали, для анализа флоры ограниченной территории важно объединить в неморальный элемент и те члены голарктической неморальной флоры, которые, кроме Голарктики, встречаются также и во флорах других флористических царств /т. е. мы здесь не считаем их видами мультирегионального элемента/. Впрочем, А. Н. Окснер /1946 : 483/ в одной из своих статей пишет: "По характеру своего размещения в Голарктике с лишайникам неморального элемента совершенно сходны виды неморального типа плейрорегионального элемента, что свидетельствует о сходстве путей их миграции."

В неморальный элемент мы включаем 94 вида лишенофлоры Эстонии /13,9%/, из которых 59 являются эвнеморальными и 35 омнинеморальными /т. е. распространенными, кроме зоны широколиственных лесов Голарктики, и в аналогических местообитаниях вне Голарктики/.

За пределами Голарктики омнинеморальные виды распространены весьма разнообразно - одни /немногие/ установлены для всех континентов южного полушария, другие - для одного, а некоторые выходят только незначительно за пределы Гол-

х/ На правильное ли писать неморальный?!

арктики.

Большинство неморальных видов - эпифиты /77 видов/, меньше встречается эпиксиллов /29 видов/, эпилитов /10/, произрастающих на девонских скалах /6/, на мхах /4/ и на песчаной почве /2/ видов. Из эпифитов почти все 77 видов растут на коре лиственных /особенно широколиственных/ пород. Только единичные виды обнаружены лишь на коре хвойных пород /*Calicium alboatrum*, *Candelariella reflexa*, *Lecanora exral-lens*, *Lecidea epixanthoidiza*, *Oreographa subsiderella*/. Бросается в глаза, что среди неморальных видов вообще не имеется кальцефилов /ни эпилитов, ни эпигейдов/.

По сравнению с некоторыми другими элементами виды неморального элемента распространены на территории Эстонии более равномерно - они часто встречаются и в восточных и в южных частях республики. Но все же бросается в глаза произрастание очень большого количества неморальных видов на небольшом острове Абука /51 вид!/. Это обусловлено общим характером растительности и флоры данного острова: здесь встречаются в более или менее нетронutom виде пышные широколиственные леса /в древесном ярусе униион *Ulmus* - *Acer* - *Tilia*, в травянистом - униион *Galeobdolon* - *Asperula* - *Asarum*; см. Липршаа, 1935, 1940/, реликтные фитоценозы из атлантического климатического периода.

Среди неморального элемента лихенофлоры Эстонии встречаются как очень редкие /30 видов, 31,3%, имеют только по одному местонахождению/, так и обыкновенные виды. Среднее количество местонахождений на один вид - 14,9. Самыми распро-



страненными из них являются *Ramalina farinacea* /101/, *Pertusaria amara* /92/, *Evernia prunastri* /85/, *Ramalina fraxinea* /77/, *Anaptychia ciliaris* /70/, *Lobaria pulmonaria* /59/, *Phlyctis argena* /57/, *Parmelia laetevirens* /50/ и др. Здесь мы не можем дать характеристики всех неморальных видов лишенофлоры Эстонии, а должны ограничиться только некоторыми, на наш взгляд представляющими больший лишеногеографический интерес.

Наличие омнинеморального вида *Anaptychia speciosa* обнаружено в Эстонии лишь в одном только месте - на острове Абука. Севернее Эстонии он встречается главным образом в Южной и Средней Финляндии и Карелии /всего 22 местонахождения в Восточной Фенноскандии - Nakulinen, 1962<sup>b</sup>/. Второй вид этого рода *A. ciliaris* является гораздо более обычным - обильно встречается в Южной Финляндии. Но и он не распространяется далеко на север /рис. 18/.

Европейский эвнеморальный вид *Calicium alboatrum* распространен главным образом в Средней и Южной Европе /Окснер, 1956 : ЗII/. Его местонахождение в Эстонии оказывается самым северным. Таким же европейским видом является *Candelariella reflexa*, единичные спорадические местонахождения которого разбросаны по всей Северной Европе. Зато второй неморальный вид этого рода - *C. xanthostigma* - имеет весьма широкое распространение и доходит даже до тундровой зоны /рис. 19/.

Настоящим обитателем широколиственных лесов является *Conioscybe pallida*. Центр его массовости в Европе находится в

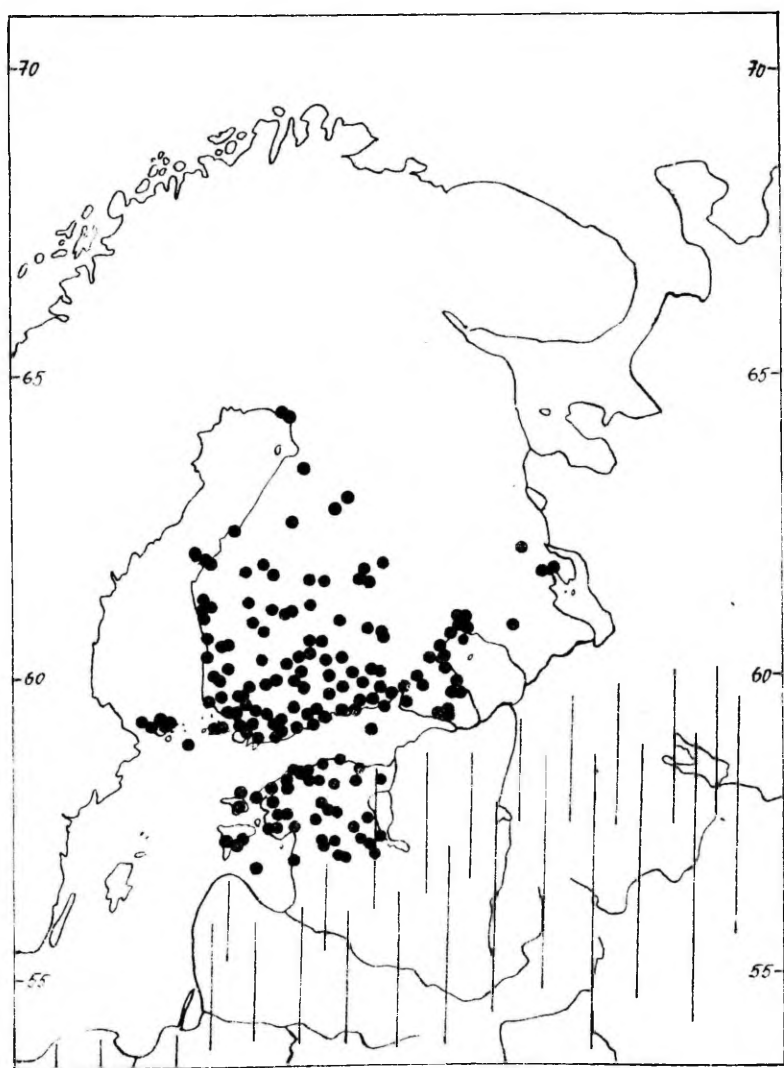


Рис. 18. Распространение *Anartuscia ciliaris* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Nautilinen, 1962; с дополнениями/.

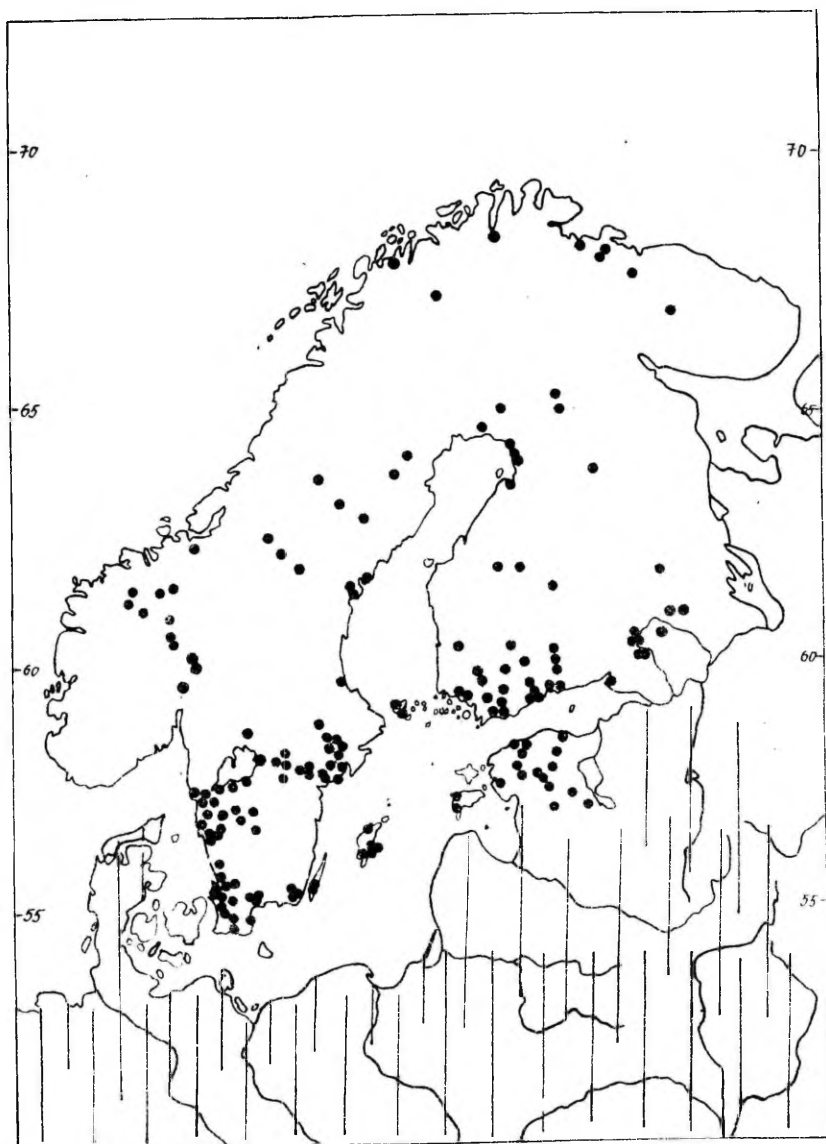


Рис. 19. Распространение *Syndelariella xanthostigma* в Северной Европе /по Makulinen, 1954; с дополнениями/.

богатых лиственных лесах Франции, Бельгии, Швейцарии, Австрии, Южной Швеции. В Эстонии находится северная граница ареала этого вида.

Много неморальных видов имеется в роде *Oreographa* /*O. pulicaris*, *O. diaphora*, *O. atra*, *O. subsiderella*, *O. lichenoidea*, *O. viridis*, *O. rufescens*/. Из них в Эстонии наиболее распространены два первых, *O. atra* встречается в Эстонии на северной границе своего распространения.

Из видов рода *Parmelia* II являются неморальными, из них интересен в смысле своего распространения *P. acetabulum* /рис. 20/, имеющий в Швеции резкую северную границу по 59-ой параллели и встречающийся севернее Эстонии только в Южной Финляндии в пяти местонахождениях /G. Sernander, 1923; Nannfeldt, Du Rietz, 1952; Trass, 1957/. *P. elegantula*, указываемый Мережковским /1909, 1913/ для окрестностей Таллина, распространен преимущественно в Средней, Западной и Южной Европе; в Скандинавии встречается только в самых южных частях Швеции /Almborn, 1948, рис. 21/. Большой неожиданностью было нахождение в парке Абъя /Южная Эстония/ *P. glabra*, основная часть ареала которой находится далеко на юге от Эстонии. Как объяснить существование этого изолированного местонахождения, мы пока еще сказать не можем. Но интересно, что этот вид имеет и некоторые другие изолированные местонахождения, например, в Шотландии /Ahti, 1966/. Изолированным является и местонахождение *P. laciniatula* на о-ве Абурука, однако южная часть ареала этого вида находится к Эстонии все же несколько ближе, чем у *P. glabra*, а именно в Южной Швеции.

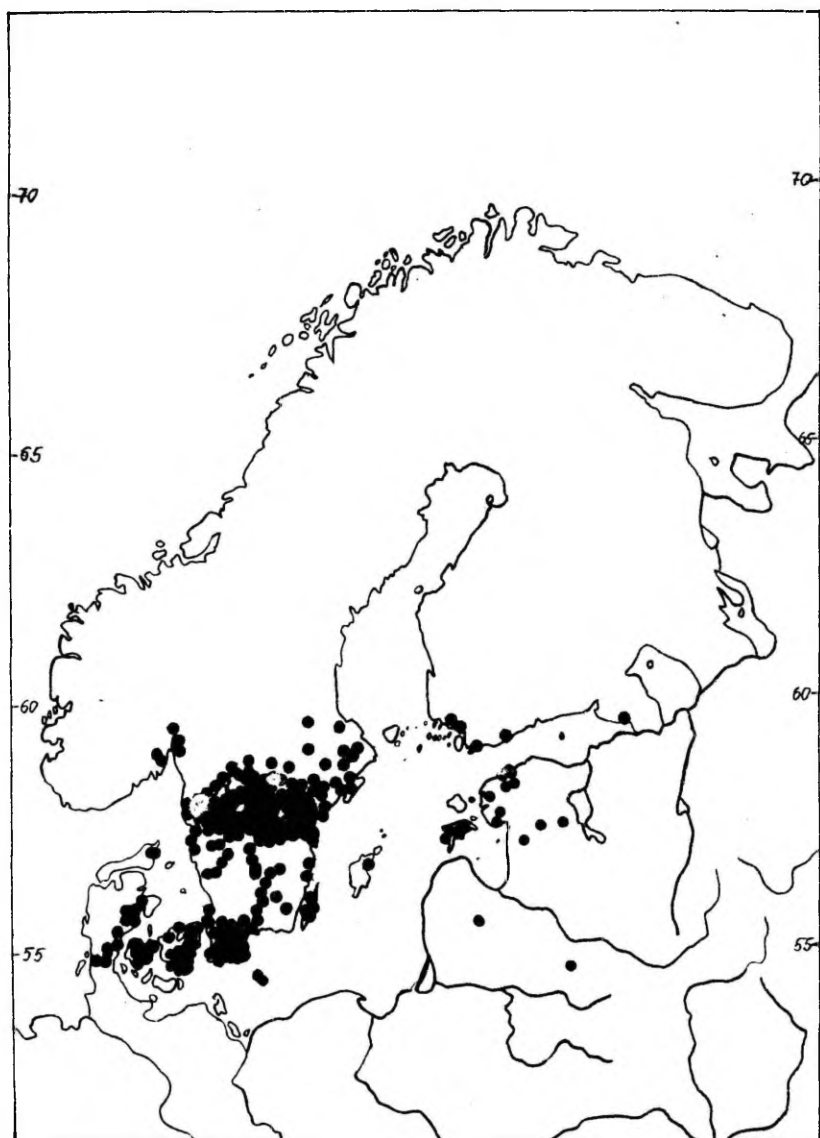


Рис. 20. Распространение европейского неморального вида *Parmelia scetabulum* в Северной Европе /по Sernander-Du Rietz, 1923, Almborn, 1948, Nannfeldt, Du Rietz, 1952, Trass, 1957; с дополнениями/.

*P. tiliacea*, распространение которой в общем схоже с распространением *P. acetabulum* /но простирается дальше к северу и встречается по атлантическому побережью Норвегии до 67-ой параллели/, встречается севернее Эстонии лишь изредка - в южной части Финляндии. Южнее Эстонии этот вид найден нами в нескольких местах в Литве /рис. 21/.

*Pertusaria hemisphaerica* /рис. 22/ является типичным средневропейским неморальным видом, имеющим северную границу распространения в Южной Швеции и в Эстонии /из Финляндии известно только одно местонахождение, кроме того, севернее Ладожского озера собран в двух местах/ /см. Erichsen, 1936, 1940 - рис. II; Almborn, 1948 : 73/. В Эстонии, очевидно, не является редким видом, хотя до сего времени известен лишь из 9 мест. Второй интересный неморальный вид этого рода - *P. leptospora* - имеет в Эстонии изолированное /и в то же время самое северное/ местонахождение /рис. 23/. Наиболее близкие к Эстонии области его распространения - Южная Швеция и Дания /Almborn, 1948/. Эрихсен /Erichsen, 1936 : 613/ считал этот вид типичным обитателем гладкой коры бука /"*P. leptospora* ist ein ausgesprochener Buchenbegleiter"/, что отмечает также и Альборн /Almborn, 1948:166/.

*Phlyctis erythrosora* является редким, малонизученным видом. Эрихсен /Erichsen, 1956 : 267/ приводил несколько местонахождений из северо-западных частей ГДР и ФРГ, из Дании, Южной Швеции и Литвы. В Эстонии /у Аниа, на коре ясеня/ этот вид, по современным данным, имеет самую северную точку своего распространения.

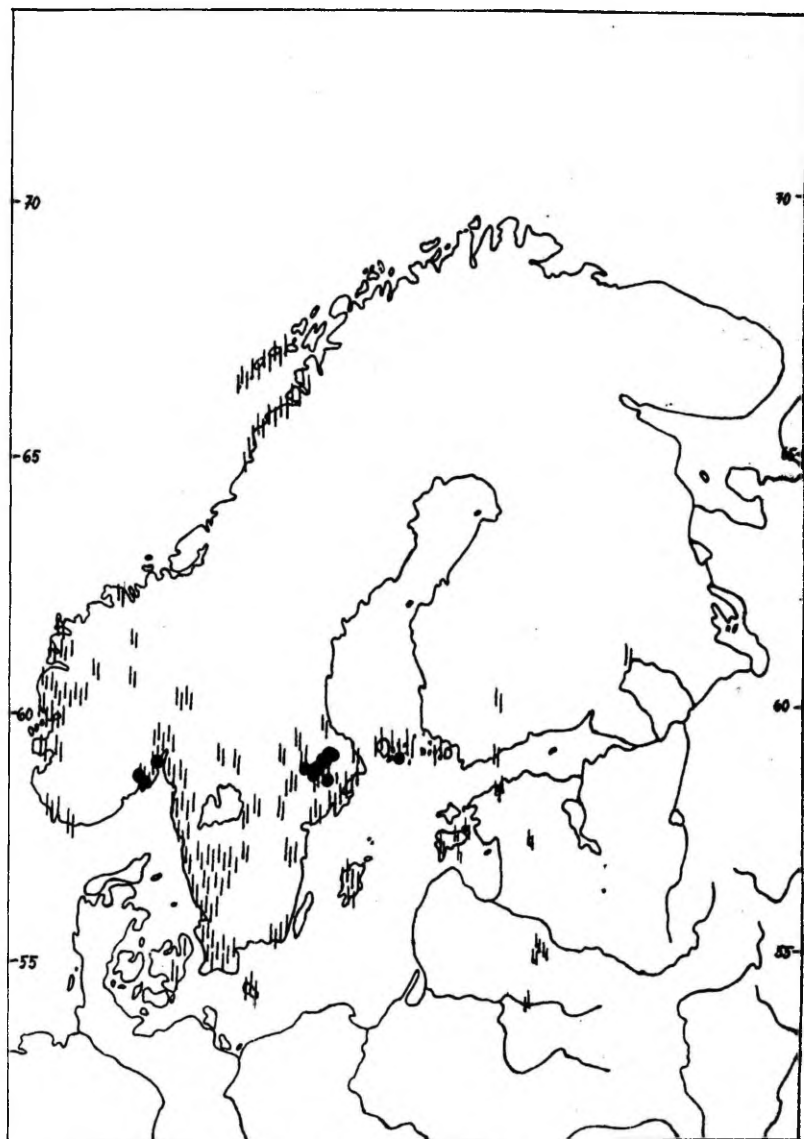


Рис. 2I. Распространение *Parmelia tiliacea* в Северной Европе /по Bernander-Du Rietz, 1957; с дополнениями; точки обозначают местонахождения фертильных экземпляров/.

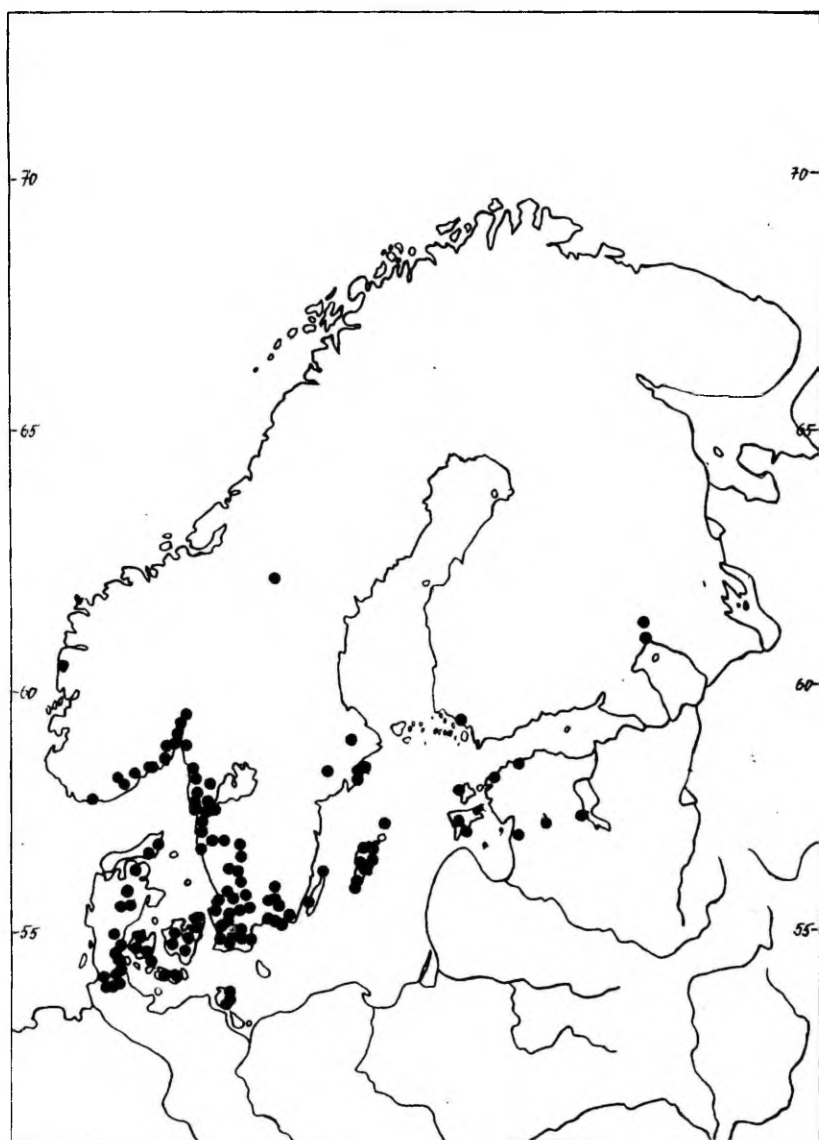


Рис. 22. Местонахождения *Pertusaria hemisphaerica* в Северной Европе /по Almborn, 1948; с дополнениями/.



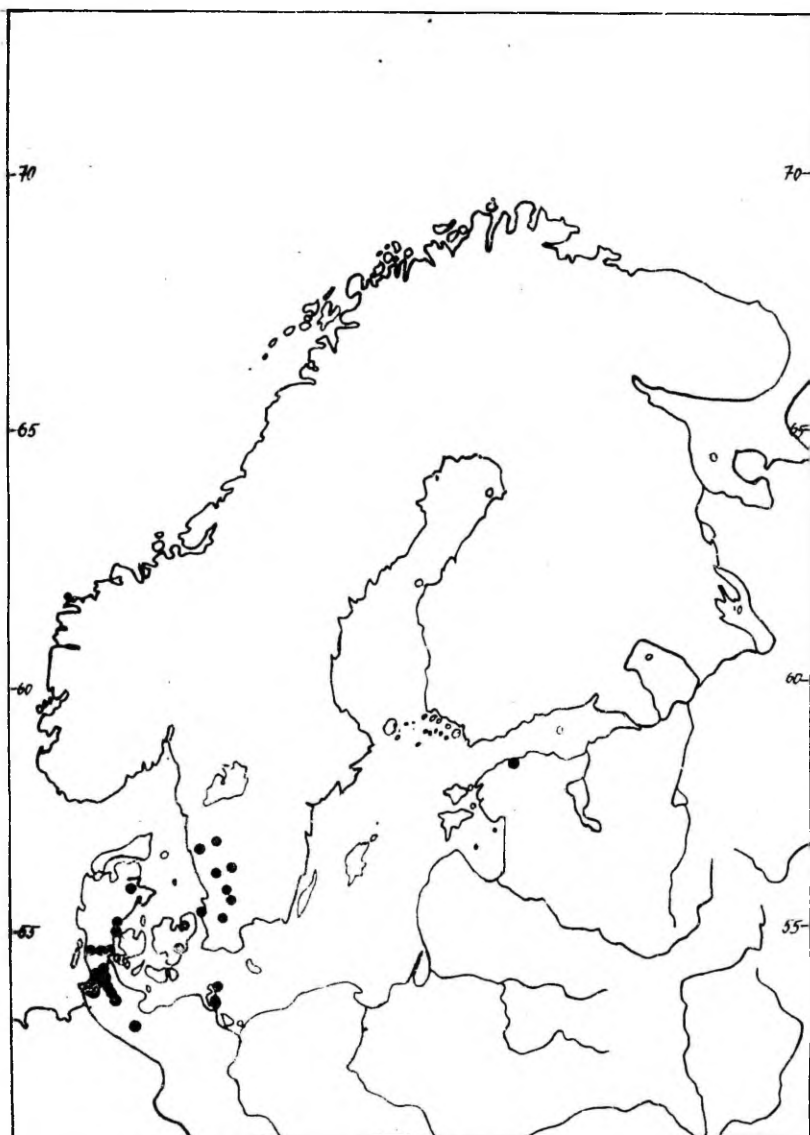


Рис. 23. Распространение европейского неморального вида *Pectisaria leptocarpa* в Северной Европе /по Almborn, 1948; с дополнениями/.

Из четырех неморальных видов рода *Ramalina* самым интересным является *R. calicaris* встречающийся в Европе в центральных частях и на юге Швеции и имеющий в Эстонии северную границу своего распространения. Особенно обильно этот вид произрастает на о-ве Абука /на ветвях боярышника/.

Как видно из вышесказанного, в Эстонии обнаружены многие неморальные виды /*Calicium alboatrum*, *Coniocybe pallida*, *Oreographa atra*, *Parmelia elegantula*, *P. glabra*, *P. laciniatula*, *Pertusaria hemisphaerica*, *P. leptaspora*, *Phycitis erythrosora*, *Ramalina calicaris*, а кроме них еще также и *Acrocordia alba*, *Arthonia leucopellaea*, *Caloplaca cerinella*, *Catillaria leucoplaca*, *Lecanora glabrata*, *L. intumescens*, *Melaspilea gibberulosa*, *Oreographa subsiderella*, *Pertusaria leioplaca*, *P. leucostoma*, *Phyrcia elaeina*, *Purenula nitida*/, встречающиеся на северной /северо-восточной или северо-западной/ границе своего распространения /в пределах Европы/. Это и вполне понятно, так как лишь в сотне километров севернее Эстонии, в узкой полосе юго-западной части Финляндии, находятся самые северные участки широколиственных лесов /там проходит северная граница дуба и т. д./. Вообще лишенофлора Эстонии намного богаче неморальными видами, чем лишенофлора Финляндии, и наоборот, беднее бореальными, арктоальпийскими и гипоарктомонтанными видами.

Проникновение некоторых неморальных видов во флору Эстонии могло начаться уже во время межледникового потепления аллерёд /т. е. 12 - 11 000 лет тому назад/, когда в Эстонии встречались элементы широколиственных лесов /в пыль-

цевых диаграммах, например, отмечается наличие лещины. Но те немногие неморалы, которые и встречались в то время на нашей территории, были впоследствии, во время "верхнего дриаса" и в пребореальный период оттеснены к югу. Снова стали появляться немногие сравнительно малотребовательные неморальные виды в бореальный период /из видов широколиственных лесов встречались тогда во флоре Эстонии *Ulmus laevis*, *Corylus avellana*/. Но главная "волна" неморалов достигла Эстонии в атлантический период, когда широколиственные леса встречались во всей Эстонии, а граница этих лесов продвинулась на 300—400 км севернее /по сравнению с границей настоящего времени/. В то время неморальная лишенофлора на нашей территории, несомненно, была весьма богата видами и имела приблизительно такой же видовой состав, какой в настоящее время та же флора имеет в Средней Европе. Позднее, в связи с ухудшением климатических условий и сокращением площадей широколиственных лесов, часть наиболее требовательных неморалов исчезла из флоры Эстонии, часть сохранилась на рефугиальных участках широколиственных лесов, а часть, приспособившись к измененным человеком условиям в населенных пунктах и их окрестностях /нитрофильные, аммонофильные виды/, сохранила или даже повысила свою встречаемость /*Anartichia ciliaris*, *Candelariella xanthostigma*, *Evernia prunastri*, *Lecanora allophana*, *L. carpinea*, *Pertusaria amara*, *Phlyctis argena*, *Physcia grisea*, *Ph. pulverulenta*, *Ramalina farinacea*, *R. fraxinea* и др./.

Иммиграция неморальных видов на территорию Эстонии

шла в основном из двух направлений — с юга /через Латвию/ и с юго-запада /из Южной Швеции через большие острова Эланд и Готланд/. Меньшее значение имело восточное направление и никакого — северное.

В рецентной флоре высших растений Эстонии неморальный элемент является существенным и богатым видами, но сравнивать его с неморальным элементом лишайников не представляется возможным, так как наши фитогеографы не выделяют неморального элемента в таком объеме, как это сделано в настоящей работе. Т. Липпмаа /Lippmaa, 1935/ указывает, что больше всего растений широколиственных лесов содержит его Европейский элемент /229 видов, 23,5%, включающий такие виды, как *Crataegus monogyna*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Asarum europaeum*, *Anemone nemorosa*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*, *Pulmonaria officinalis* и др. А. Калда /Kalda, 1961/ отмечает, что современная флора широколиственных лесов состоит из 251 вида /но, естественно, не все они относятся к неморальному элементу в нашем понимании/.

#### Медитерранский элемент

В фитогеографической литературе в этот элемент объединяют виды, произрастающие в Средиземноморской области /Mediterranean Florengebiet; Walter, 1954; см. также: Rikli, 1943-1948, с многими картами распространения/. Этот элемент часто имеет переходы к понтическому /пonto-медитерранский/ и атлантическому /атлanto-медитерранский/ элементам, особую же группу представляют виды, имеющие существенные иррадиа-

ции в Среднюю, а в единичных случаях даже и в Северную Европу. Такие виды обычно называются субсредиземноморскими. Во флоре высших растений Эстонии Т. Липпмаа /Lippmaa, 1935/ установил следующие средиземноморские /правильнее - субсредиземноморские/ виды: *Isatis tinctoria*, *Hutchinsia petraea*, *Saxifraga tridactylites*, *Geranium lucidum*, *Eryngium maritimum*. Понятно, что в лишенофлоре Эстонии средиземноморские виды не представлены, а встречаются только некоторые субсредиземноморские, имеющие центры массовости в Средиземноморской области и лишь единичные местонахождения в северном направлении. К этому субэлементу относятся *Aspicilia farinosa*, *Caloplaca aurantia*, *C. lallavei*, *Cladonia convoluta*, *Oreographa saxatilis*, *Protoblastenia incrustans*.

Вторым субэлементом средиземноморского элемента является псевдосредиземноморский, к которому мы относим виды, широко распространенные в Средиземноморской области, а в подходящих условиях - и вне Европы /в Северной Америке, в некоторых частях Азии, и даже вне Голарктики/, т. е. виды, которые в пределах Европы ведут себя как субсредиземноморские, но по общей картине распространения являются голарктическими или мультирегionalными. В псевдосредиземноморский субэлемент входят 5 следующих видов: *Amphoridium calcisedum* /мультирегionalный/, *Aspicilia hoffmani* /мультирегionalный/, *Caloplaca rubelliana* /евроамериканский/, *Peltula guerpini* /евроамериканский/, *Verrucaria fuscella* /евразийско-бореоамериканский/.

Таким образом, из 5 псевдосредиземноморских видов 2 от-

носятся к мультирегиональному, 2 - к еврамериканскому и I к евразийско-бореоамериканскому вариантам.

II /1,6%/ субмедитерранских и псевдомедитерранских видов растут в Эстонии почти без исключения на известняковых породах /на скалах, галечнике, на известняковых стенах старых замков и т. д./. Только *Cladonia convoluta* произрастает на богатой известью почвах, а *Peltula guerinii* был найден на гранитном валуне, периодически обмываемом морской водой. Это вполне закономерное явление: о почти-что облигатной кальцефильности медитерранских видов лишайников писали все исследователи этого элемента. Обилием хорошо подогреваемого известнякового субстрата в Эстонии /в ее западных и северо-западных частях/ можно объяснить и проникновение этих видов так далеко от своих генетических и экологических центров.

Почти все субмедитерранские и псевдомедитерранские виды встречаются в Эстонии очень редко /6 видов, 54,5%, имеют по одному местонахождению/. Среднее количество местонахождений на один вид - 2,7. Только *Aspicilia hoffmannii* является более обычным /12 местонахождений/. Они распространены на территории Эстонии только в западной, северо-западной и северной частях /рис. 24/, причем наибольшее количество их сконцентрировалось в северо-западной части.

Рассмотрим вкратце общее и северо-европейское распространение субмедитерранских и псевдомедитерранских видов.

*Amphoridium calcisedum* входит, по Окснеру /1956:102/, в средиземноморский тип мультирегионального элемента; рас-

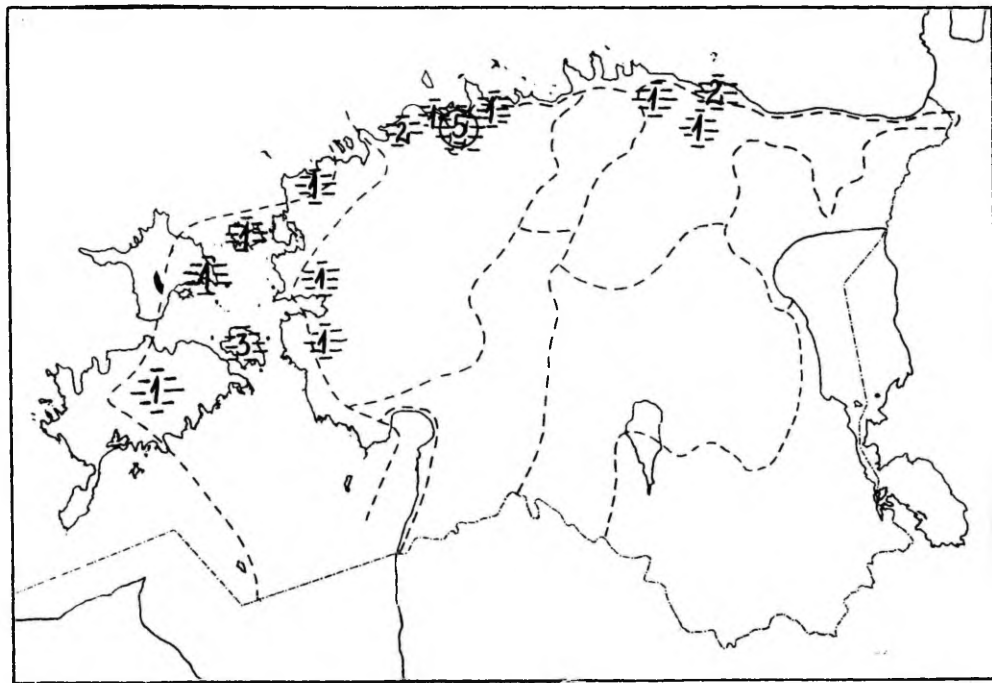


Рис. 24. Места произрастания суб- и псевдомедитерранских видов в ЭССР.

пространен в более теплых частях Европы, особенно в Средиземноморской области, на Кавказе, в Северной Африке, в западных частях Азии, на Гавайских островах /Magnusson, Zahlbruckner, 1944/, в Северной Америке /Hale, Culbertson, 1966/. Краузе и Клемент /Krause, Klement, 1962 : 225/ считают его субсредиземноморским видом с континентальной тенденцией распространения /кальцеомонт, ксеро-, термо- и базифильный вид/. В Европе доходит до Альп, отмечен в Польше и в Швеции, где встречается в южных частях страны, а также на островах Эланд и Готланд.

*Aspicilia farinosa* является довольно редким европейским видом, встречающимся кроме Средиземноморской области в южных частях Скандинавии, на Украине, в Сталинградской области. Краузе и Клемент /op. cit., p. 243/ считают его субсредиземноморско-монтанным /фото-, ксеро- и ацидофильным/ видом.

*Aspicilia hoffmannii* является, по Макаревич /1963/, эвриголарктическим видом; на самом деле этот вид широко распространен и вне Голарктики /например, на Гавайских островах, Magnusson, 1955/. Лампе и Клемент /Lampe, Klement, 1958 : 47/ считают этот вид средиземноморско-континентальным. В Европе *A. hoffmannii* широко распространен в южных частях, особенно в Средиземноморской области, но проникает и довольно далеко на север /Скандинавия, южная часть Финляндии, Эстония/.

Про *Caloplaca aurantia* Пальт /Poelt, 1962 : 333/ пишет: "Im Mittelmeergebiet weit verbreitet, in Mitteleuropa nur in trockenwarmen Gebieten". На Британских островах



обычный вид /Wade, 1965 : 21 - "Common throughout Great Britan and Ireland on calcareous rocks, concrete, and mortar of old walls"/. В Северной Европе очень редкий вид, встречается только в южной Швеции и в Эстонии.

*Caloplaca lallavei* имеет наиболее средиземноморский характер. Вне Средиземноморской области встречается только в нескольких местах в Средней Европе /Migula, 1929 : 132/, в Англии на острове Уайт /Wade, 1965 : 14/ и в Эстонии.

*Caloplaca rubelliana* встречается в Европе, по Пельту /op. cit./: "Auf sehr trockenheizen Silikatblöcken und -felsen im Mittelmeergebiet, bis in die wärsten Teile Mitteleuropas vorstossend." В Северной Европе очень редок; встречается только в Южной Швеции и в Эстонии. Найден и в Северной Америке /Hale, Culberson, 1966/.

Интересным членом лишенофлоры Эстонии является *Cladonia convoluta* /рис. 25/, обнаруженный автором в 1959 г. на острове Хийумаа /близ Сарве/ на альваре. Этот вид особенно обильно встречается в Средиземноморской области /является здесь характерным видом формации "garigue"/. Вайнио /Vainio, 1894 : 3/ писал в свое время о распространении этого вида следующее: "In terris Mediterraneis frequens socialisque et septentrionem versum rarescens, et in America septentrionale rarissima est." В последнее время выяснилось, что в Северной Америке этот вид не встречается /Hale, Culberson, 1966/. Часто встречающийся вид и в Африке /особенно в Алжире и Тунисе/, но в Южной Африке отсутствует /Doidge, 1950/. Имеются старые /непроверенные/ данные о на-



Рис. 25. Субмедитерранский вид *Cladonia convoluta* /о-в  
Хишумаа, альвар на полуострове Сарве/.

хождении этого вида в Гималаях /Vainio, op. cit./. В Европе этот вид встречается и вне Средиземноморской области, но редко - в Средней Европе, на Британских островах, в Швеции на больших островах Балтийского моря /Эланд, Готланд/ /Albertson, 1946/. В СССР обыкновенный вид в южных частях Европейской части, в Крыму, в аридных частях Кавказа. В гербарии Института Ботаники АН УССР имеется большой материал из нескольких областей Южной Украины, где произрастает в полуоткрытых степных сообществах. Возможно, что этот вид правильнее считать понто-медитерранским.

*Oreographa saxatilis* считается Окснером /1956 : 233/ настоящим средиземноморским видом. Встречается в Швеции, Англии, Дании, ГДР и ФРГ, Австрии, Чехословакии, Италии, Югославии, Румынии, Северной Африке. В СССР приводится для УССР и ЭССР.

*Peltula guerinii* распространен главным образом в Средиземноморской области /Poelt, 1962 : 470 - "Vor allem im Mittelmeergebiet verbreitet, bis S-Schweden ausgreifend"/. В Швеции является редким видом, найден в пяти местах /Degelius, 1946/. Указывается и для Северной Америки /Hale, Culberson, 1966/.

*Protoblastenia incrustans* является, по мнению Макаревич /1963/, монтанным видом. Другие лишенологи /Краусе, Клемент, 1962; Лампе, Клемент, 1958/ подчеркивают медитерранские связи этого вида. Он действительно широко распространен в Средиземноморской области, но кроме этого внедряется и в более северные части Европы, где в подходящих местообитаниях

/известняковые породы/ может являться довольно обычным /на-  
пример, в Швеции/.

*Verrucaria fuscella* является, по Оксеру /1956/, ксе-  
ромеридиональным, а по Макаревич /1963/ - монтанным ви-  
дом. Немецкие лишенологи считают этот вид субсредиземноморским  
/Краузе, Klement, 1962; Ламре, Klement, 1958/, так как он  
имеет центр массовости именно в Средиземноморской области.  
Учитывая то обстоятельство, что этот вид встречается и в  
Азии и Северной Америке, мы считаем его псевдосредиземномор-  
ским. Из соседних с Эстонией областей *V. fuscella* довольно  
часто встречается в Швеции /на о-вах Эланд и Готланд/ и в  
юго-западной части Финляндии.

Что касается времени иммиграции субсредиземноморских и  
псевдосредиземноморских видов лишайников на территорию Эстонии,  
то можно полагать, что они относятся главным образом к бо-  
реальным и суббореальным кронантам. Некоторые из них, не-  
сомненно, проникли в Эстонию сравнительно недавно - в суб-  
атлантический период. Так, например, *Cladonia convoluta*  
произрастает на о-ве Хийумаа на альваре, расположенном толь-  
ко 5 м выше уровня моря, т. е. этот ландшафт освободился  
из под моря не раньше, чем 1500-2000 лет тому назад.

В мигрантном составе этих видов преобладают западные  
виды, и очагом их проникновения в Эстонию являются о-ва  
Эланд и Готланд и Южная Швеция. Большинство субсредиземномор-  
ских и псевдосредиземноморских видов восточнее, севернее и юж-  
нее Эстонии /в Латвии, в Литве/ отсутствуют.

### Ксероконтинентальный элемент

В этот элемент мы объединяем виды, произрастающие в теплоаридных областях Голарктики и других флористических царств. Некоторые из этих видов - а именно те, которые ограничены в своем распространении Голарктикой, образуют эксероконтинентальный субэлемент, а остальные, выходящие за пределы Голарктики, - омниксероконтинентальный субэлемент.

А. Н. Окснер /1940-1942/ применил для обозначения элемента, состоящего из голарктических ксероконтинентальных видов, термин 'ксеромедиональный'. М. Ф. Макаревич /1964:9/ дает этому элементу следующее определение: "Ксеромеридиональные растения обитают, главным образом, в теплоаридных областях Голарктики. Представители этого элемента размещаются обычно зонально, к югу от неморальной зоны, хотя нередко наблюдаются и нарушения такого распределения." Учитывая то обстоятельство, что для видов этого элемента характерно именно размещение во внутриконтинентальных аридных или субаридных областях Земного шара, мы сочли целесообразным называть их ксероконтинентальными.

В географии высших растений аналогичной группе уделялось уже издавна много внимания. Виды этой группы связаны в своем распространении со степями /или им подобными типами растительного покрова/. Поэтому в фитогеографии укоренились такие понятия, как понтический, паннонический, субпонтический, понтосарматический и др. /см. Rasiborski, 1916; Sterner, 1922; Steffen, 1937; Meusel, 1943; Eilart, 1963, и др./. В Эстонии Эйларт /op. cit./ считает относящимися

к понтическому субэлементу *Alyssum gmelinii*, *Festuca sulcata*, *Melandrium viscosum*, *Oxytropis pilosa*, *Scutellaria hastifolia*, *Silene chlorantha*, *Vicia cassubica*, *Viola pumila*, к понтосарматическому же субэлементу - *Anemone silvestris*, *Allium angulosum*, *Arenaria stenophylla*, *Asperula tinctoria*, *Astragalus arenarius*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Dracopcephalum ruyschiana*, *Eryonimus verrucosa*, *Gypsophila fastigiata*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium echinoides*, *Koeleria glauca*, *K. grandis*, *Libanotis intermedia*, *Medicago falcata*, *Ononis arvensis*, *Phleum phleoides*, *Sempervivum soboliferum*, *Silene tatarica*, *Thalictrum lucidum*, *Thesium eb-racteatum* и *Viola uliginosa* /всего 30 видов/. При этом понтические виды распространены главным образом в степях Восточной Европы простираясь от Западной Сибири до Средней Европы. Понтосарматические виды имеют центры массовости к северу от степной зоны, простираясь до северной границы дуба обыкновенного.

Флора высших растений степей богата видами. Она состоит из сотен видов, причем среди них немало и облигатных степных видов. Напочвенная лишенофлора степей гораздо беднее - в ней имеется сравнительно небольшая группа видов, которая более тесно связана со степями /а также сухостепями и полупустынями/ и может на основании этого считаться степным /понтическим/ элементом /см. Brotherus, 1897; Еленкин, 1901; Мережковский, 1911; Томин, 1926, 1930; Шкутаренко, 1962; Андреева, 1959, 1963, и др./. Так, например, во флоре степей Нуурского района Карагандинской области мы зарегистрировали более 300 видов высших растений и лишь только 34 вида



напочвенных лишайников /Трасс, 1962; Martin, 1963; рукописи/. Те из них, которые можно считать эксклюзивными характерными видами степной лишайнофлоры /*Psora saviczii*, *Toninia kelleri*, *Ascarospora schleicheri*, "кочующие" виды *Aspicilia*, *Parmelia rysssolea*, *P. vagans*, *Cornicularia steppae*, *Caloplaca tominii*, *Rinodina sareptana*, *R. terrestris*, *Anaptychia ulotricoides*/ за пределами степной и пустынной зоны почти вообще не встречаются, другие же /*Cladonia pocillum*, *Cl. foliacea*, *Cl. subbrangiiformis*, *Fulgensia fulgens*, *Psora decipiens* и др./ являются ксеротолерантными видами, заселяющими не только степные, но и многие другие экотопы ксерического ряда /дюны, песчаники, верещатники, альвары и др./ с полуткрытой растительностью.

Если имеются подходящие экотопы, такие виды могут произрастать даже в Гипоарктической и Арктической зонах. Так, например на Таймыре мы обнаружили богатую ксероконтинентальную флору на высоких известняковых скалах по реке Тарем /*Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Cladonia pocillum* и др./.

Очевиден факт, что настоящих степных /понтических/ видов лишайников в Эстонии не имеется. Перед нами возник вопрос: к какому элементу причислить те виды лишайнофлоры Эстонии, которые произрастают сравнительно часто в степях /например, *Cladonia subbrangiiformis*, *Psora decipiens* или *Toninia coeruleonigricans*/ и, кроме того, во многих других /главным образом аридных и субаридных/ местообитаниях в континентальных условиях? Одна возможность - считать их субпонтическими видами. Учитывая же их сравнительно слабую

связь со специфическими экологическими режимами степей, их более общий ксерический и континентальный /как географический, так и экологический/ характер, мы сочли более правильным объединить их в особый ксероконтинентальный элемент.

Мы здесь говорили только об эпигейных видах. Естественно, в степях встречается немалое количество и эпицитов и даже эпифитов /например, на ветвях степных кустарников/, среди них же еще меньше специфических понтических видов.

В Эстонии 19 ксероконтинентальных видов /2,8%. Из них 14 эвксероконтинентальные и 5 - омниксероконтинентальные виды.

Ксероконтинентальные виды растут в Эстонии: I/ на богатых известью почвах, особенно на альварах /II видов - *Cladonia foliacea*, *Cl. hungarica*, *Cl. pocillum*, *Cl. rangiformis*, *Cl. subrangiformis*, *Diploschistes bryophilus*, *Endopyrenium hepaticum*, *Fulgensia fulgens*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera*, *Toninia coeruleonigricans*, 2/ на известняковых скалах /4 вида - *Acarospora cervina*, *Caloplaca agardhiana*, *Leptogium plicatile*, *Protoblastenia metzleri*/, 3/ на гранитных валунах /3 вида - *Parmelia pulla*, *P. stenophylla*, *Ramalina strepsilis*/, 4/ на песчаной почве /3 вида - *Cladonia foliacea*, *Cl. hungarica*, *Cl. rangiformis*/, и только один вид - *Diploschistes clausus* /как эпифит/ - на тонких ветвях можжевельника, но такой субстрат для этого вида не типичен. Таким образом, среди ксероконтинентальных видов ясно преобладают кальцефилы /78,9%, причем особенно много их произрастает на альварах.



Наибольшее количество ксероконтинентальных видов произрастает в Эстонии на западных островах /рис. 26/ - на о-ве Муху - II видов, на альварах центральной и восточной частей о-ва Сааремаа - соответственно II и IO видов, в юго-восточной части о-ва Хийумаа /полуостров Кассари/ - 9 видов, на о-ве Вормси - 7 видов, и т. д. Имеются и единичные местонахождения в средней и юго-восточной частях территории республики.

Среди ксероконтинентальных видов, наряду с редкими видами, встречается и некоторые более обычные виды - *Par-melia pulla* /45/, *P. stenophylla* /37/, *Cladonia hungarica* /28/, *Cl. rangiformis* /24/, *Cl. foliacea* /20/, но и они /как вообще виды этого элемента/ более широко распространены в западной и северо-западной частях республики. Видов с одним местонахождением 5 /26,3%/. Среднее количество местонахождений на один вид - 12,5.

В лихеногеографическом отношении наибольший интерес среди ксероконтинентальных видов представляют *Cladonia subrangiformis*, *Fulgensia fulgens*, *Psora decipiens*, *Scuamarina lentigera* и *Toninia coeruleonigricans*.

*Cladonia subrangiformis* /рис. 27, 28/ является обычным видом в степях Европейской части СССР /мы видели большой материал из украинских степей в гербарии Института ботаники АН УССР, в Киеве/. В Средней Европе довольно часто встречается в сухих и полукрытых подобных степям растительных сообществах. Из соседних с Эстонией областей этот вид встречается только в Швеции на о-вах Эланд и Готланд. *Cl. subrangiformis* - облигатный кальцефильный вид. В

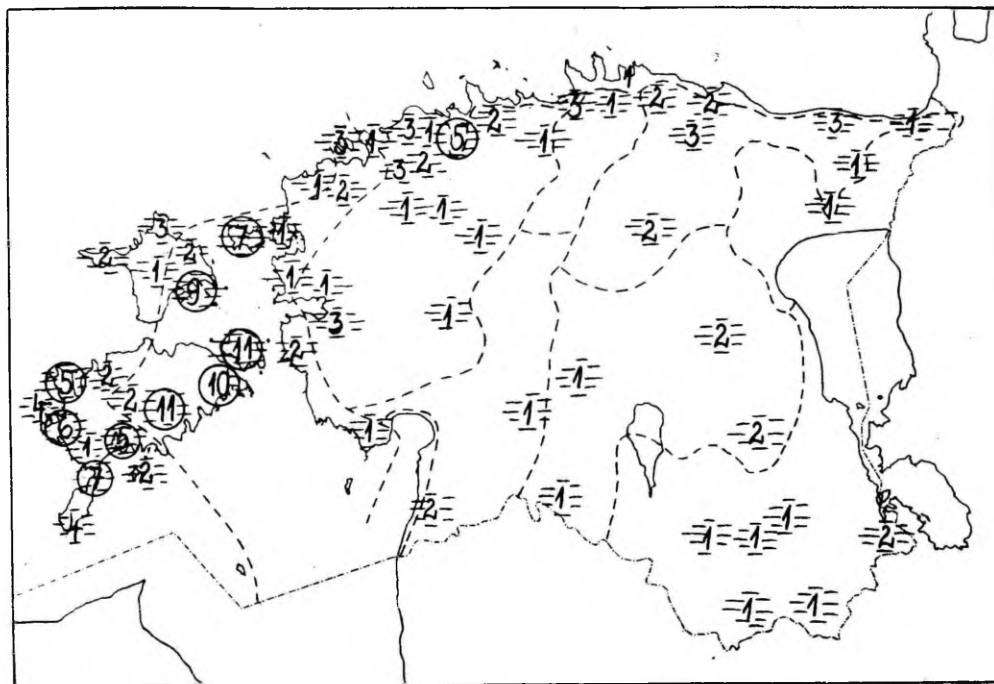


Рис. 26. Места произрастания ксероcontinentalных видов в ЭССР.



Рис. 27. Ксероконтинентальный вид *Gledonia subrangiformis* /О-В Сааремаа, альвар у Вырсна/.





Рис. 28. Лешиновый альвар у Вырна /о-в Сааремаа/, место произрастание многих ксероконтинентальных видов /*Cladonia subrangiformis*, *Cl. foliacea*, *Cl. hungarica*, *Cl. pocillum*, *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans* и др./, а также балтоскандинавского эндема *Cetraria alvarensis*.





Рис. 29. Ксероконтинентальный вид *Fulgensia fulgens* /О-В  
Муку, альвар у Мгу/.





Рис. 30. Ксероконтинентальный вид *Psora decipiens* /о-в  
Сааремаа, альвар у Вирсна.

последнее время некоторые лихенологи /Schade, 1965, 1966; Ullrich, 1956/ сомневаются в видовой самостоятельности этого лишайника, считая его просто экологической формой *Cla- donia furcata* /*Cl. furcata* m. *subrangiformis*/. Учитывая некоторые морфологические и химические различающиеся признаки и резко отличную экологию и географию *Cl. subrangiformis* /*Cl. furcata* - мультирегиональный, *Cl. subrangiformis* - европейский ксероконтинентальный вид, не встречающийся даже в Северной Америке/, мы все же признаем *Cl. subrangiformis* в качестве самостоятельного вида.

*Fulgensia fulgens* /рис. 29/ считается Окснером /1953 : 82/ плурирегиональным равнинно-ксеротичным, а Лампе и Клементом /Lampe, Klement, 1958 : 58/ - средиземноморско-континентальным видом. Пельт /Poelt, 1962 : 401/ пишет: "In Mittelmeergebiet und submediterranen Gebieten nach Norden vorstossend bis Irland, Schottland, und die grossen Ostseeinseln." Окснер /op. cit./ отмечает для СССР следующие места: Прибалтика, УССР, Сталинградская обл., Астраханская обл., Кавказ, Средняя Азия, Саяны. Хотя и *F. fulgens* действительно встречается в средиземноморских областях, нам все же кажется более правильным считать его не субсредиземноморским, а ксероконтинентальным видом, так как у этого вида нет ясно выраженного центра массовости в средиземноморских областях. Эстонские местонахождения этого вида имеют контакт с местонахождениями на о-вах Эланд и Готланд /там на алварах *F. fulgens* довольно обычный вид/. В других, соседних с Эстонией областях /в Финляндии, в Ленинградской и Псковской областях, в Латвии/ этот вид не встречается.

*Psora desipiens*/рис. 30/ - характерный лишайник степей и полупустынь, но часто встречается и в подходящих /богатых известью в сухих/ местообитаниях вне степной зоны. Из соседних с Эстонией областей встречается в Швеции - на островах Эланд и Готланд и в провинции Вästergötland, в Финляндии редко в северных частях ее /Vainio, Lyngé, 1934: 40, приводят только два местонахождения из провинции Lapponia enontekiensis/. Имеется много местонахождений в горах Швеции и Норвегии /Nannfeldt, Du Rietz, 1952/, где он произрастает на известняковых скалах. В соседних областях южнее и юго-западнее Эстонии этот вид не встречается /появляется только в Средней Европе/.

*Squamaria lentigera* /рис. 31/ - довольно редкий вид на всем своем ареале /в Европе от Средиземноморья до степей Европейской части СССР/. Пельт /Poelt, 1962 : 523/ пишет: "Weit verbreitete aber zerstreute Steppen- und Halbwüstenpflanze, gerne über Gips, von Norwegen zerstreut durch Mitteleuropa, im Mittelmeergebiet und im südöstlichsten Russland verbreitet." Тоболевский /Tobolevski, 1958/ считает его субсредиземноморским геоэлементом, а Альбертсон /Albertson, 1946/ - континентальным степным элементом. Из соседних с Эстонией областей встречается только на островах Эланд и Готланд /Albertson, 1946; Nannfeldt, Du Rietz, 1952/.

*Toninia coeruleonigricans* /рис. 32/ - широко распространенный /мультирегиональный/ вид с большими дизъюнкциями ареала. Наиболее обильно встречается в аридных областях, на основании чего мы и включили его в ксероконтиненталь-



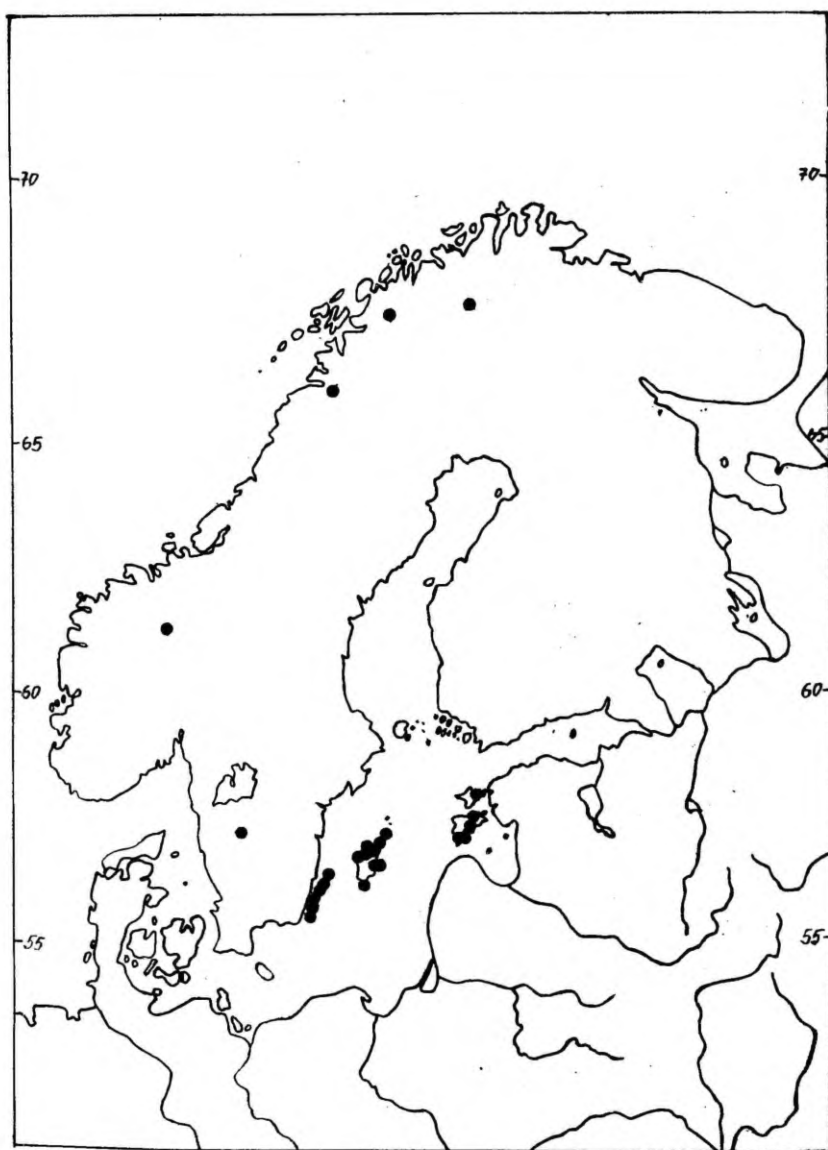


Рис. 31. Распространение *Squammarina lentigera* в Северной Европе /по Nannfeldt, Du Rietz, 1952; с дополнениями/.

ный элемент /Окснер, 1940-1942 - ксеромеридиональный тип плеврирегионального элемента; Макаревич, 1963 - горно-панголарктическая группа распространения, ксеромеридионально-голарктический тип ареала мультирегионального элемента; Tombolevski, 1958 - "gatunki kserotermiczne"; Poelt, 1962 - "auf kalkiger Erde durch ganz Europa bis in die Hochalpen verbreitet, vor allem in trockener Gebieten"/. Из соседних Эстонии областей встречается обильно в Швеции /на островах Эланд и Готланд/ и в Финляндии /на Аландских островах/. В Латвии не обнаружен, но встречается в Литве. На западных островах Эстонии этот вид образует на некоторых альварах с открытой растительностью большие пятна.

Из вышеизложенного вытекает, что среди ксероконтинентальных видов Эстонии имеется целый ряд западных и юго-западных мигрантов. Кроме пяти видов, краткое описание распространения которых было дано выше, к этой группе мигрантов, несомненно, принадлежат еще *Cladonia foliacea* /не встречается в Латвии/, *Cladonia hungarica*, *Endopyrenium heraticum*. Меньшая часть ксероконтинентальных видов, по всей вероятности, проникла в Эстонию из других направлений /восточные, юго-восточные и южные мигранты - *Cladonia rangiformis*, *Cl. pocillum*, *Parmelia pulla*, *P. stenophylla*/.

Эйларт /Eilart, 1963/, проанализировав понтический и понтосарматический элементы во флоре высших растений Эстонии, пришел к выводу, что иммиграция соответствующих видов в Эстонию началась уже в пребореальный период. Оптимальным периодом иммиграции этих видов был бореальный, но процесс их вторжения на территорию Эстонии с различных сторон про-



**Рис. 32.** *Toninia coeruleonigricans* ■ *Fulgensia bracteata* на альваре у Вирсна, о-в Сааремаа.

должался также и в атлантический и в суббореальный периоды. Главными путями иммиграции понтических и понтосарматических видов служили путь, ведущий через острова /с запада и юго-запада/, связанные с Даугавой пути по Великой и Койва и менее важный путь по Луге и Плюссе.

По-видимому, с лишайниками ксероконтинентального элемента дело обстоит несколько иначе. Большинство местонахождений видов этого элемента находится на западных островах /рис. 26/ - на альварах и береговых валах, которые в пребореальный и даже бореальный периоды были затоплены морем. Возможно, что только единичные местонахождения в северо-западной части Эстонии /в ландшафтах выше Анциловой береговой линии/ сохранились со времен бореального периода. В атлантический период подходящие для ксероконтинентальных видов экотопы были для них отчасти уже "открыты", но в этот период вряд ли мог совершаться сколько-нибудь активный процесс их вторжения: климатические условия были для этого слишком неблагоприятными. Итак, можно полагать, что основная часть ксероконтинентальных видов иммигрировалась в Эстонию в суббореальный период, когда большая часть альваров западных островов поднялась из-под моря и начался активный процесс их заселения растениями из различных направлений, среди которых особенно важную роль играл путь через большие шведские острова Балтийского моря.

#### Монтанный элемент

Советские лихенологи относят к монтанному элементу виды, произрастающие в лесных поясах гор Голарктики /Окснер,

1940-1942, 1956; Макаревич, 1963, 1963<sup>a</sup>, 1964/. По М. Ф. Макаревич /1963<sup>a</sup> : 16/, "Монтанные виды нередко снижаются в предгорья, реже поднимаются в более высокие безлесные пояса или снижаются на равнины ... Монтанные виды лишайников можно разделить в пределах каждого типа ареала и его групп пространства на две экологические группы. Первая из них связана с лесами нижнего горного пояса, преимущественно буковыми и буково-пихтовыми, отчасти и с предгорьями; вторая - с еловыми лесами верхнего горного пояса. Такая дифференциация монтанных видов является выявлением зонального распределения растений, находящего свое выражение в условиях горных стран в вертикальной поясности".

Среди элементов лихенофлоры монтанный элемент является одним из наиболее "расплывчатых", имеющих переходы к нескольким другим элементам, особенно к таким, как бореальный и голарктический. Зависит это от сравнительно слабой специфичности экологической обстановки средневысотных поясов гор по сравнению, например, с условиями в бореальных хвойных лесах. Поэтому несомненно, что среди лишайников имеется сравнительно мало облигатных монтанных видов, не встречающихся или даже редко встречающихся в негорных условиях. Возьмем хотя бы такие виды, как *Catocarpon alpicola*, *Coenogonium nigrum*, *Cyalocista ulmi*, *Haematomma coccineum*, *Lecidea sulphurea*, *Rhizocarpon lecanorinum*, *Umbilicaria pustulata*, *Usnea glauca* и мн. др. Все они встречаются как в растительности гор, так и на равнинах, а некоторые из них в равнинных условиях, быть может, даже чаще, чем в горах. К сожалению, другие признаки флорогенетические, исторические и пр./ настолько слабо изучены отно-

сительно лишайников, что возможность учитывать их при определении элемента почти полностью исключается. Все это заставляет нас признавать наш список монтанных видов лишенофлоры Эстонии лишь предварительным - изучение распространения, экологии и филогенетических связей может раскрыть в отношении многих из них другие географические закономерности, по сравнению с теми, которые известны нам в отношении их в настоящее время.

Применяя в общем определение монтанного элемента по А. Н. Оксеру и М. Ф. Макаревич, мы все же включили в этот элемент некоторые виды, произрастающие также вне Голарктики, в средних поясах гор, и проявляющие в Голарктике примерно такие же закономерности распространения, как и "настоящие" монтанные виды. Среди монтанного элемента мы выделили три субэлемента: эвмонтанный, субмонтанный и омнимонтанный.

В Эстонии 46 видов монтанного элемента /6,7%/. Из них к эвмонтанному субэлементу мы причислили 13 видов, которые, по современным литературным данным, встречаются главным образом в среднегорных условиях Голарктики /особенно в Европе/. Все эвмонтанные виды на территории Эстонии очень редки. Их произрастание у нас, несомненно - интересный лишеногеографический факт. Большинство из них проникло в Эстонию, по всей вероятности, из гор Скандинавии. С другой стороны, их произрастание так далеко от горных областей накладывает некоторый отпечаток сомнительности на их эвмонтанный характер. Из 13 эвмонтанных видов 10 принадлежат к европейскому, 1 - к евразийскому /*Pertusaria rupestris*/ и 2 - к евразийскому варианту /*Caloplaca obliterans*, *Microglæna spinetrinioides*/.

К субмонтанному /бореомонтанному/ субэлементу /24 вида/ принадлежат виды, произрастающие более или менее равномерно как в среднегорных, так и равнинных условиях Голарктики /во всяком случае, известно множество их местонахождений во флоре равнин/.

В омнимонтанный субэлемент /виды которого встречаются и вне Голарктики/ входят 9 видов.

Виды монтанного элемента произрастают: 1/ на гранитных валунах /13 видов - *Verrucaria submersa*, *Dermatocarpon fluviatile*, *Lecidea kochiana*, *L. sulphurea*, *Rhizocarpon lecanorinum*, *Catocarpon alpicola*, *Umbilicaria pustulata*, *U. cinerascens*, *U. polyphylla*, *Pertusaria rupestris*, *Haematomma coccineum*, *Parmelia glomellifera*, *Rinodina demissa*/; 2/ на коре деревьев /12 видов - *Calicium gracile*, *C. viridireagens*, *Opographa vulgata*, *Thelotrema lepadinum*, *Gyalecta ulmi*, *Parmeliella corallinoides*, *Haematomma elatinum*, *Menegazzia pertusa*, *Usnea fulvoreagens*, *U. glauca*, *U. rugulosa*; 3/ на известняковых скалах /12 видов - *Verrucaria confluens*, *V. controversa*, *Involucrothele plumbea*, *Thelidium absconditum*, *Th. pyrenophorum*, *Polyblastia albida*, *Staurothele caesia*, *Acrocordia conoidea*, *Lecidea sylvicola*, *Catillaria minuta*, *Lecania turicensis*, *Caloplaca obliterations*, 4/ на мхах и растительных остатках /6 видов - *Polyblastia albida*, *Gyalecta ulmi*, *Leptogium subtile*, *Polytrichum muscicola*, *Cladonia subsquamosa*, *Microglauca sphinctrinoides*/; 5/ на обработанной древесине /3 вида - *Calicium schaeferi*, *Catillaria lenticularis*, *Isomadophila*

ericetorum/; 6/ на песчаной почве /2 вида - Ismadophila ericetorum, Cornicularia muricata/; 7/ на торфянистой почве /2 вида - Ismadophila ericetorum, Cornicularia muricata/; 8/ на девонских скалах /2 вида - Coenogonium nigrum, Naematopsis coccineum/; 9/ на богатой известью почве /I вид - Gyalesta geolica/.

Лишь немногие монтанные виды имеют в Эстонии большое количество местонахождений /Ismadophila ericetorum, Umbilicaria polyphylla/. Подавляющее большинство является у нас редкими или очень редкими видами, среди 46 видов имеется 23 /50%/ таких, которые до сего времени собраны только в одном местонахождении. Среднее количество местонахождений на один вид - 4,3. Самыми интересными среди монтанных видов являются некоторые, обнаруженные на территории Эстонии только за последние годы и проявляющие в своем распространении существенные дизъюнкции. Таким видом является, например, Calicium gracile, считавшийся карпатским эндемом /Окснер, 1956; Макаревич, 1963/, и найденный теперь в парке Винни /Esup/, на коре дуба. Calicium viridireagens, встречающийся во Франции, в Чехословакии, Румынии и в Карпатах /Окснер, 1956 : 312/, обнаружен в Средней Эстонии /Emed/, в парке Лыхавере на коре лиственницы.

Thelotrema lepadinum найден в Эстонии в шести местах в девственных лесах. Этот вид имеет интересный, с громадными разрывами ареал. Отчасти у него проявляется океаническая тенденция распространения /по Клементу, Klement, 1964, он входит в "nördlich-mediterranmontane suboceanische Element"/. Эстонские местонахождения - северные точки ареала этого вида в



пределах Европы /из Финляндии известно только одно местонахождение на южном побережье; см. Almborn, 1948 : II2, рис. 15/.

Про *Umbilicaria cinerascens* Пельт /Poelt, 1962 : 558/ пишет: "Auf meist nördlich exponierten Frontal- und Neigungsflächen in der alpin-höc alpin, Stufe in Alpen und Karpaten." На основании этого можно сделать вывод, что данный вид среди эстонских лишайников наиболее приближается к видам альпийского элемента. О распространении этого вида в СССР В. П. Савич /1950 : 106/ пишет: "Эст. ССР, Кавказ: Сванетия и Кубанская область". Впрочем, два вида лихенофлоры Эстонии - *Cornicularia muricata* и *Thelidium absconditum* - причисляются М. Ф. Макаревич /1963/ к альпийскому элементу, но у них альпийский характер все же проявляется слабее, чем у *Umbilicaria cinerascens* /в Средней Европе встречаются и в равнинных условиях/. Может быть, *U. cinerascens* было бы правильнее отнести и в лихенофлоре Эстонии к альпийскому элементу, но мы этого сейчас не делаем, так как очень сомневаемся в возможности произрастания настоящих альпийцев так далеко от высокогорных областей.

*Menegazzia pertusa* /II местонахождений в девственных лесах Средней и Восточной Эстонии/ принадлежит к омнимонтанному субэлементу с широким распространением и с большими разрывами ареала. Принадлежность этого вида к монтанному элементу вызывает сомнение /встречается нередко в лесах равнин/, но некоторые авторы все же подчеркивают его очевидную привязанность к горным лесам. Пельт /Poelt, 1962 : 438/ пишет:

"Auf sauren Rinden, seltener auf Holz oder Gestein verbreitet in den Bergländern, bis in das südliche Skandinavien, Lettland, Kroatien, doch meist sehr zerstreut und zusehends seltener werdend, in den Alpen bis um 1500 m ansteigend."

Можно и сомневаться в том, является ли *Menegazzia pertusa* на всем своем ареале систематически единым видом /Рассадина, 1964/.

Из более распространенных видов, *Umbilicaria polyphylla* /рис. 33/ встречается в Эстонии часто /33 местонахождений/ в западной и северо-западной частях республики. В средних, восточных и южных частях Эстонии он отсутствует. Севернее Эстонии - в Финляндии - этот вид распространен по всей стране, но особенно часто встречается в южных и юго-западных частях ее. Другой вид этого рода - *U. pustulata* /рис. 34/ - встречается только в южной части Финляндии, а на севере отсутствует. В отношении распространения этих видов южнее Эстонии /в Латвии и Литве/ имеется мало данных. *U. polyphylla*, по всей вероятности, в этих республиках отсутствует, а *U. pustulata* найден в Западной Литве, у Кретингос /Minkevičius, 1963/.

Виды монтанного элемента имеют наиболее отчетливые концентрации местонахождений в западной и северо-западной частях республики /рис. 35/. Наибольшее количество монтанных видов встречается, с одной стороны, на небольшом острове с широколиственными лесами Абука /10 видов/, а с другой - в окрестностях Таллина /также 10 видов/. Много монтанных видов и в западной части о-ва Сааремаа /9/, на о-ве Муху /7/. Интересно, что 5 эпифитных монтанных видов встречаются в юго-за-

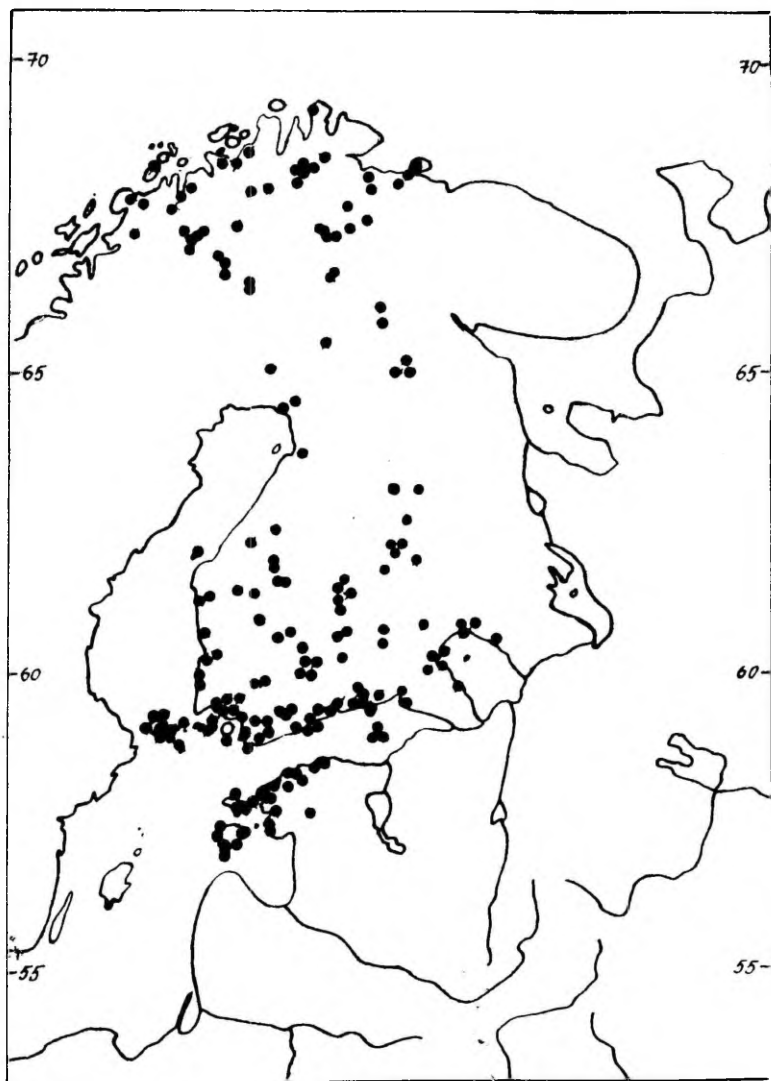


Рис. 33. Распространение *Umbilicaria polyphylla* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Nakulinen, 1962; с дополнениями/.

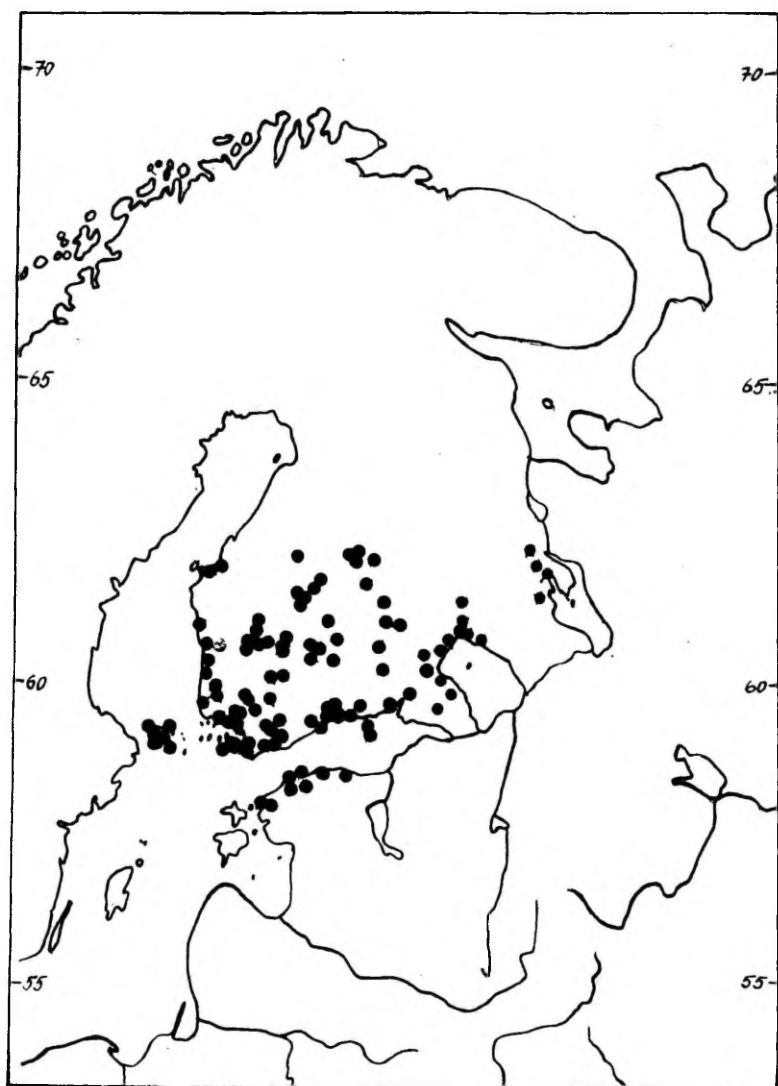


Рис. 34. Распространение *Umbilicaria pustulata* в Северной Европе восточнее Балтийского моря /по Nakulinen, 1962; с дополнениями/.

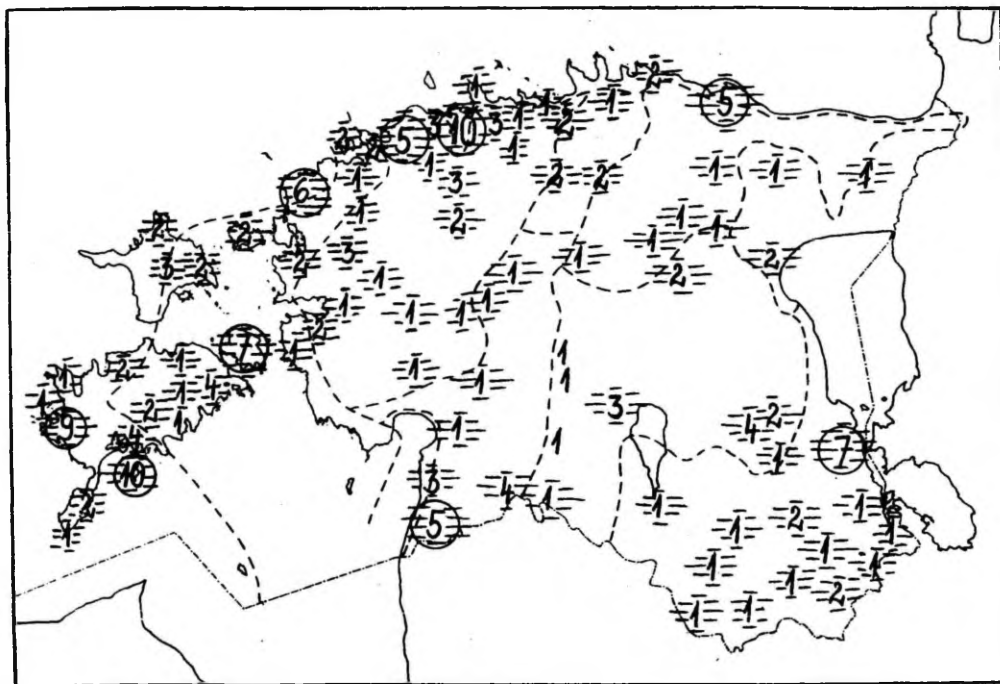


Рис. 35. Места произрастания монтанных видов в Эстонии.

падном углу территории - в здешних девственных лесах. Второе такое же местонахождение монтанных видов /7/ находится в Восточной Эстонии, в лесах по берегам Псковского озера.

Иммиграция монтанных видов на территорию Эстонии могла начаться уже в ранние климатические периоды /в субарктический, пребореальный/, но основная масса их, несомненно, достигла Эстонии в бореальный и атлантический периоды. Связанные с елью виды /*Usnea* sp. sp. и др./ - более поздние пришельцы; не исключено и их сохранение со времен "нижнего максимума ели" /но на других субстратах/. О направлениях иммиграции монтанных видов трудно судить. Среди них, очевидно, есть как северные /*Umbilicaria polyphylla*, *Dermatocarpon fluviatile* и др./, западные /*Gyalacta ulmi*, *Thelotrema lepadinum* и др./, восточные /виды рода *Usnea*/, так и южные /*Calicium gracile*, *C. viridireagens* и др./ мигранты.

#### Океанический элемент

На тот факт, что в областях, которые находятся под влиянием океанического /или маритимного/ климата, развивается своеобразная флора и растительность, обратили внимание уже фитогеографы прошлого столетия, выделив среди соответствующих флор океанический, атлантический, маритимный и др. элементы. Интересно, что и лишенологи прошлого столетия выделяли виды, приуроченные в своем распространении к океаническим областям. Например, Э. Фриз /E. Fries, 1831/ выделил группу видов маритимного региона /*regio maritima, atlantica in Europa*/. Впоследствии этому элементу уделяли свое вни-

мание многие авторы. Особенно ценной является работа Дегелиуса /Degelius, 1935/. Он разделил океанические виды Европы на следующие группы.

- А. Эвокеанический элемент. Виды этого элемента распространены в Европе, в экстремно-океанических регионах /Атлантическое побережье Норвегии, Юланд, Голландия, Бельгия, Западные части ФРГ и ГДР, Франция, западные части Испании, Англия/. Территория, занимаемая видами данного элемента, соответствует атлантической провинции Энглера /Engler, 1924/ и эвокеанической области Тролля /Troll, 1925/.
- а. Ирландский эвокеанический элемент /*Leptogium austroamericanum*, *Ramalina geniculata*, *Sticta sinuosa*/;
- б. Северный эвокеанический элемент /*Pseudocyphellaria crocata*, *P. thouarsii*/;
- с. Южный эвокеанический элемент /*Anapthychia hypoleuca*, *A. leucomelaena* /?/, *Erioderma mollissimum*, *Leptogium burgessii*, *Parmelia dissecta*, *Pseudocyphellaria aurata*, *Sticta dufourei*, *Theloschistes flavicans*/;
- д. Равномерно /omnivage/ распространенный эвокеанический элемент /*Parmelia atlantica*, *Sticta limbata*/;
- В. Субокеанический элемент. В этот элемент Дегелиус объединяет виды, которые имея центры массовости в эвокеанических областях, внедряются и в северные, средние и южные части Европы /субокеаническая и эвриокеаническая области Тролля/;
- а. Северный субокеанический элемент /*Cetraria norvegica*/;
- б. Равномерно в экстремно-океанических регионах распространенный элемент;
- 1/ Среднеевропейский субокеанический элемент /*Parmelia ar-*

noldii, P. laevigata, Sphaerophorus melanocarpus/;  
2/ Северо-среднеевропейский субокеанический элемент

/Alectoria bicolor, Leptogium palmatum /?/, Sticta fuliginosa, S. silvatica/;

3/ Равномерно распространенный субокеанический элемент

/Leptogium cyanescens, Lobaria amplissima, Normandina pulchella, Pannaria pityrea, P. rubiginosa, Parmelia revoluta/;

4/ Северо-средиземноморско-монтанный элемент /Lobaria laetevirens, Nephroma lusitanicum, Parmeliella plumbea/;

5/ Среднеевропейско-средиземноморско-монтанный субокеанический элемент /Parmelia crinita, P. sinuosa, P. trichotera).

Дегелиус /Degelius, 1935, 1939/ различает /принимая отчасти деление Велделя - Weddel, 1875, цит. по Дегелиусу/ от океанических видов, которые распространены в областях океанического климата, маринные /marine/ и маритимные /maritime/ виды. Он пишет /Degelius, 1939 : 25/: "Arten, die and den Meeresstrand gebunden und also direkt von Seewasser, abhängig sind, rechne ich zu den marinen Arten ... Arten, die oberhalb des Strandes und zusammen mit typischen Landpflanzen leben, aber vom Meere wegen seiner salzgestätigen Winde u. dgl. † abhängig sind, nenne ich mit Weddel /L. c./ maritim (= aerohalin, epilitoral./" В Эстонии к маринным видам принадлежат Anartychia melanosticta, Caloplaca marina, Lecanora helicopsis, Verrucaria maura, к маритимным - Caloplaca scopularis, Physcia subobscura, Ramalina angus-



tissima, R. polymorpha, R. scopulorum. Моринные и маритимные виды, различающиеся экологически от остальных океанических видов, на наш взгляд, также следует считать членами океанического /эв- или субокеанического/ элемента, так как: 1/ конфигурации их ареалов обыкновенно совпадают с определенными типами ареалов других океанических видов и 2/ в своем распространении они зависят не только от специфических микроклиматических условий морских побережий и физико-химических условий соответствующих субстратов /повышенная концентрация солей/, но и от общеклиматических условий. X/

Виды, распространенные в областях океанического климата, называются у разных фитогеографов различно. Так, Браун-Бланке /Braun-Blanquet, 1923/, выделяет среди атлантического элемента эватлантический, субатлантический и псевдоатлантический субэлемента, Дегелиус /op. cit./, указывая, что соответствующие виды в своем распространении связаны не только с Атлантическим, но и с Тихим океаном, предпочитает называть их океаническими, Тролл /Troll, 1925/ выделяет атлантическую, атланти-средиземноморско-монтанную и атланти-субарктическую группы, а первую группу разделяет на эвокеаническую и субокеаническую подгруппы, и т. д. /см., также, Allorge, 1924; Czeczott, 1926; Gams, 1931; Kotilainen, 1933, и др./. Мы принимаем настоящей работе, в общем, деление Дегелиуса.

Разумеется, в лишенофлоре Эстонии эвокеанические виды не

---

X/ По это еще не значит, что мы считаем экологически "параллельные" моринным и маритимным лишайникам галофильные высшие растения, встречающиеся по берегам моря Эстонии /*Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*, *Sakile maritima* и др./ также океаническими видами, - они распространены совсем иначе, чем моринные и маритимные лишайники /являются намного больше галофильными, чем лишайники и обильно встречаются в подходящих условиях далеко от морей/.

встречаются. Представлены только голарктические субокеанические и мультирегиональные субокеанические виды /всего 33 вида, 4,9%/.

В голарктический субокеанический субэлемент океанического элемента мы включаем виды /их всего 26/, имеющие центры массовости в Голарктике - по берегам океанов и внутренних морей, в океанических /в атлантических/ и субокеанических /в субатлантических/ регионах материков, а, кроме этого, нередко и во внутренних частях материков в подходящих местообитаниях /например, в горах по влажным долинам/ в изолированных частях ареалов.

Голарктические субокеанические виды можно разделить на варианты /европейский, евразийский, евразийский и евразийско-бореоамериканский варианты/.

Так как различные исследователи рассматривают океанические тенденции лишайников различно /особенно субокеанических видов/, то эпитет "субокеанический" давался многим видам, которые другими лишайниками относятся к совсем иным элементам. Так, кроме 33 видов, которые мы в настоящей работе считаем субокеаническими, к этой группе причислялись /из эстонских лишайников/ еще: *Lecanora expallens* /Klement, 1964/, *Lobaria pulmonaria* /Krause, Klement, 1962/, *Physcia grisea* /Окснер, 1940-1942, Krause, Klement, 1962/, *Ph. leptalea* /Poelt, 1962/, *Ramalina calicaris* /Krause, Klement, 1962/, *Lobaria linita* /Suza, 1933/, *Catillaria griffithii* /Erichsen, 1927/, *Collema auriculatum* /Degelius, 1954/, *Staurothele clopima* /Окснер, 1940-1942/, *Cladonia crispata* /Klement, 1964/, *Catillaria bouteillei* /Klement, 1964/, *C. leucoplaca* /Klement,

1964/, *Cladonia brevis* /Klement, 1957/, *Cl. glauca* /Lampe, Klement, 1958/, *Cl. grayi* /Klement, 1957/, *Cl. incrassata* /Klement, 1957/, *Cl. scabriuscula* /Poelt, 1962/, *Stereocaulon evolutoides* /Klement, 1964/, *St. evolutum* /Klement, 1964; Masse, 1964/ и др.

Самый излюбленный экотоп субокеанических видов - приморские валуны и камни, не содержащие кальция /17 видов/. К этой эпилитной группе относятся *Alectoria bicolor*, *Anaptychia melanosticta*, *Caloplaca marina*, *C. scopularis*, *Lecanora helicopsis*, *Lecidea cinereosatra*, *Parmelia mougeotii*, *Physcia subobscura*, *Placodium achariana*, *Ramalina angustissima*, *R. polymorpha*, *R. scopulorum*, *Umbilicaria murina*, *U. polyrhiza*, *Verrucaria maura*, *Xanthoria aureola*, *X. isidioides*. Эпифитов - 7 /*Collema nigrescens*, *C. subnigrescens*, *Lobaria verrucosa*, *Nephroma laevigatum*, *N. lusitanicum*, *Opegrapha cinerea*, *Usnea articulata*/. Эпибриофитов - 3 /*Collema crispum*, *Leptogium cyanescens*, *Nephroma laevigatum*/. Из эпигейдов /напочвенных видов/ 4 встречается на песчаных почвах /*Cladonia destriata*, *Cl. implexa*, *Cl. tenuis*, *Ramalina durigaei*/, 2 - на богатых известью почвах /*Cladonia subcervicornia*, *Collema crispum*/. На девонских скалах и обработанной древесине встречается по одному виду /соответственно *Calicium arena-rum* и *Cladonia destriata*/. Интересно, что на известняковых скалах встречается из видов этого элемента только один - *Collema crispum* /и то не облигатно/.

Голарктические и мультирегиональные субокеанические виды распространены в Эстонии главным образом на западных островах, в западной и северо-западной частях материковых районов республики /рис. 36/. Наибольшее количество их скон-

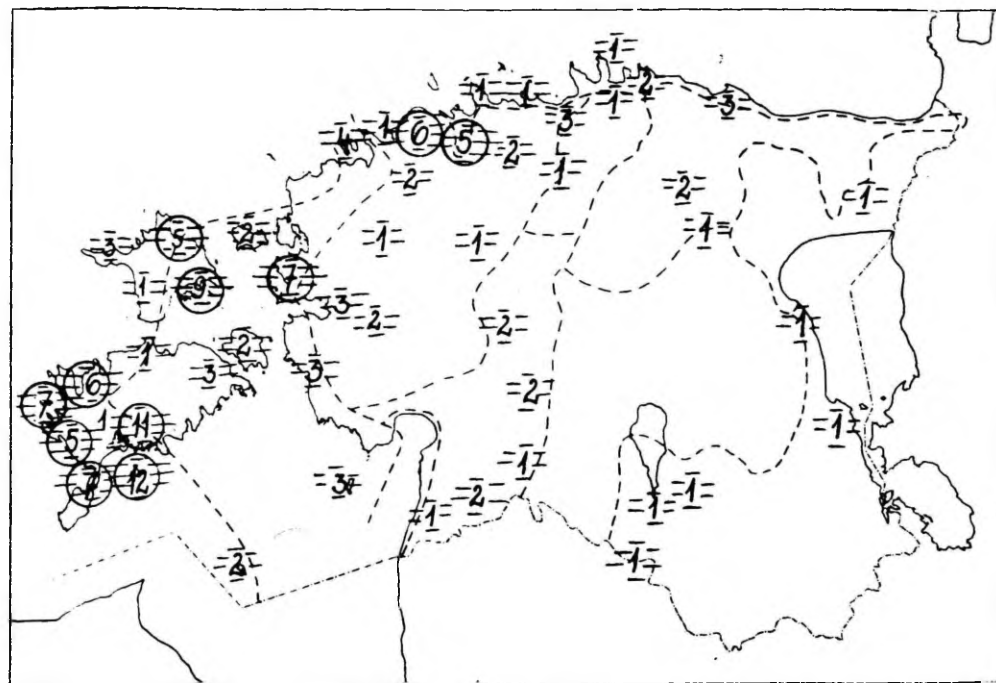


Рис. 34. Основные места концентрации субокеанических видов на территории Эстонии.

центрировано на о-вах Сааремаа и Хийумаа. Так, например, небольшой остров Абука /15 кв. км/ является местонахождением 12 субокеанических видов, полуостров Сырве - 7, полуостров Кассари /на о-ве Хийумаа/ - 11, и т. д. Единичные местонахождения имеются и во внутренних частях республики.

Наиболее распространенными субокеаническими видами в лихенофлоре Эстонии являются *Cl. tenuis* /26/, *Verrucaria laura* /20/, *Physcia subobscura* /16/, *Ramalina polymorpha* /15/, *Cladonia isprea* /13/, *Caloplaca scopularis* /11/. Среднее число местонахождений на один вид - 2,5; видов с одним местонахождением - 12 /27,5%.

Охарактеризуем распространение некоторых наиболее интересных видов.

*Alectoria bicolor* /рис. 37/ является, по Дегелиусу, северно-среднеевропейским субокеаническим видом /Degelius, 1935/. Общий ареал этого вида намного шире; он встречается в Северной Америке /Мотыка, 1964 : ♀ - "Alaska, eastern Canada south to the Southern Appalachians, on the bark of conifers and on rock"/, в Южной Америке /в Андах/, в Японии и т. д. Его приуроченность к океаническим и маритимным областям хорошо прослеживается в Европе и Америке. В Северной Европе он довольно обычен в южных частях Норвегии и Швеции; в Финляндии встречается в юго-западной части страны, а во внутренних частях ее очень редок. В соседних областях южнее и восточнее Эстонии этот вид не обнаружен.

Очень интересно распространение в Северной Европе *Anaptychia melanosticta* /рис. 38, 39/. Он обнаружен во многих местах по атлантическому побережью Норвегии и Швеции. Лунге

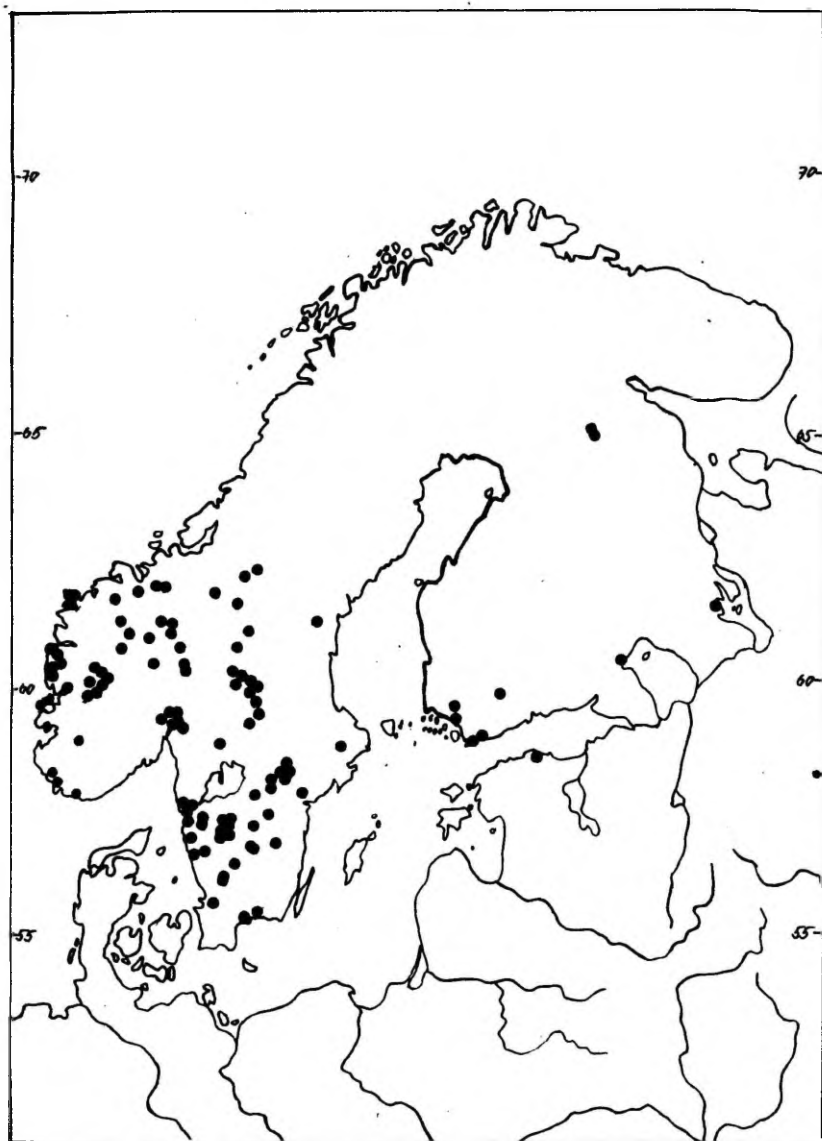


Рис. 37. Местонахождения *Alestoria bicolor* в Северной Европе /по Degelius, 1935; с дополнениями/.

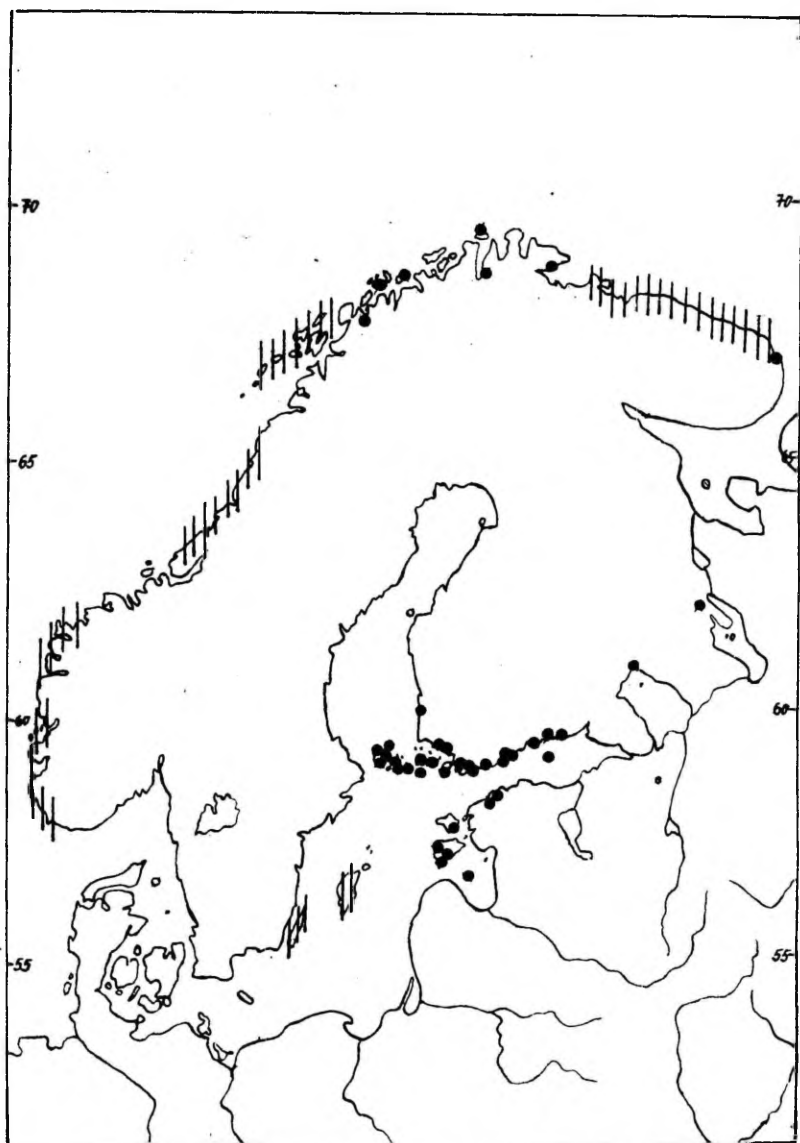


Рис. 39. Распространение субокеанического вида *Anartusia melanopicta* в Северной Европе /заштрихованы области, где этот вид по литературным данным встречается, но в отношении которых нет конкретных точечных карт/.

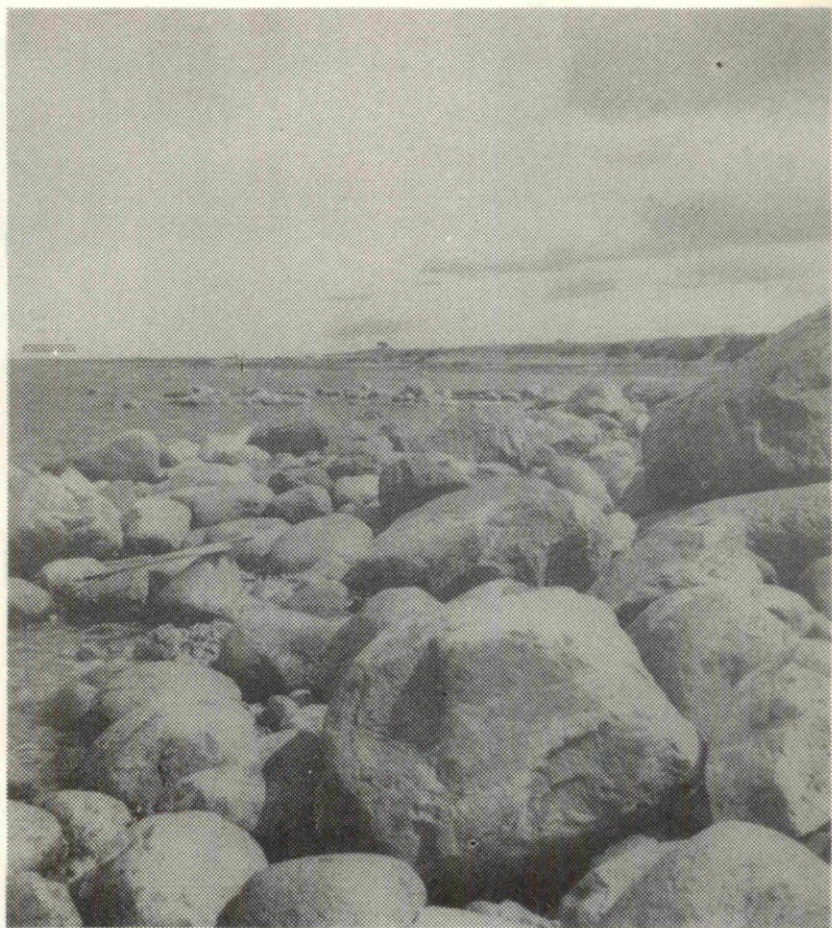


Рис. 38. Берег у Каугатома /о-в Сааремаа/, местопроизрастание *Anartychia melanosticta*.



/Lynge, 1935 : 48/ пишет: "Diese Pflanze, die längs der ganzen Küste Norwegens und Schwedens an den Meeresfelsen so häufig ist, scheint merkwürdigerweise an der deutschen Küste zu fehlen." Окснер /1946 : 485/ отмечает, что в Мурманской области "... *Anaptychia ciliaris* /L./ Koerb. представлена одной только разновидностью - var. *melanosticta* /Ach./ Boist., растущей исключительно на скалах вблизи моря." Вне морских побережий этот вид встречается очень редко; найден, например, на северном берегу Ладожского озера /Накулинен, 1962/. Указывается и для субальпийского и альпийского поясов средне-европейских гор, но, как указывает и Фрей /Frei, 1963 : 408/, "... es ist vielleicht vorsichtiger diese alpinen formen nicht der var. *melanosticta* der skandinavischen Lichenologen gleichzusetzen." В гербарии Хельсинкского университета мы видели несколько экземпляров из Швейцарских альп, определенных как *A. ciliaris* var. *melanosticta*; в действительности же они были *A. ciliaris* f. *crinalis* /Schleich./ Rabenh. Мы убеждены, что ареал *A. melanosticta* ограничивается Северной Европой. Здесь он представляет интересную моринную группу субокеанических видов.

*Cladonia impeha* /рис. 40, 41/, которая нередко считалась космополитным /des Abbayes, 1939/ и мультирегиональным видом /Макаревич, 1963/, в действительности, как показал Аhti, является европейским субокеаническим видом. Он пишет /Ahti, 1961 : 78/: "*C. impeha* is really a syboceanic species, but by no means cosmopolitan. In the strict sense it is endemic to Europe. Even within Europe it is limited to the western and northwestern part of this continent. It is

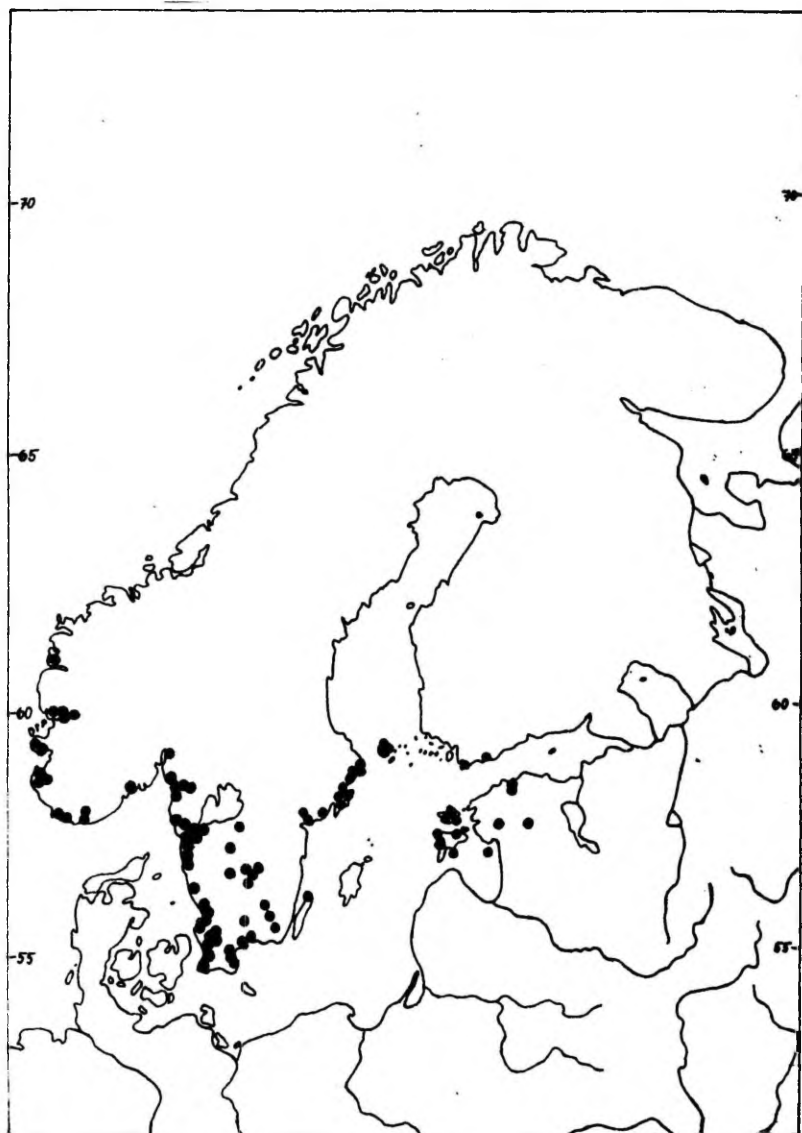


Рис. 40. Местонахождения *Cladonia imrexa* в Северной Европе /по Ahti, 1962; с дополнениями/.

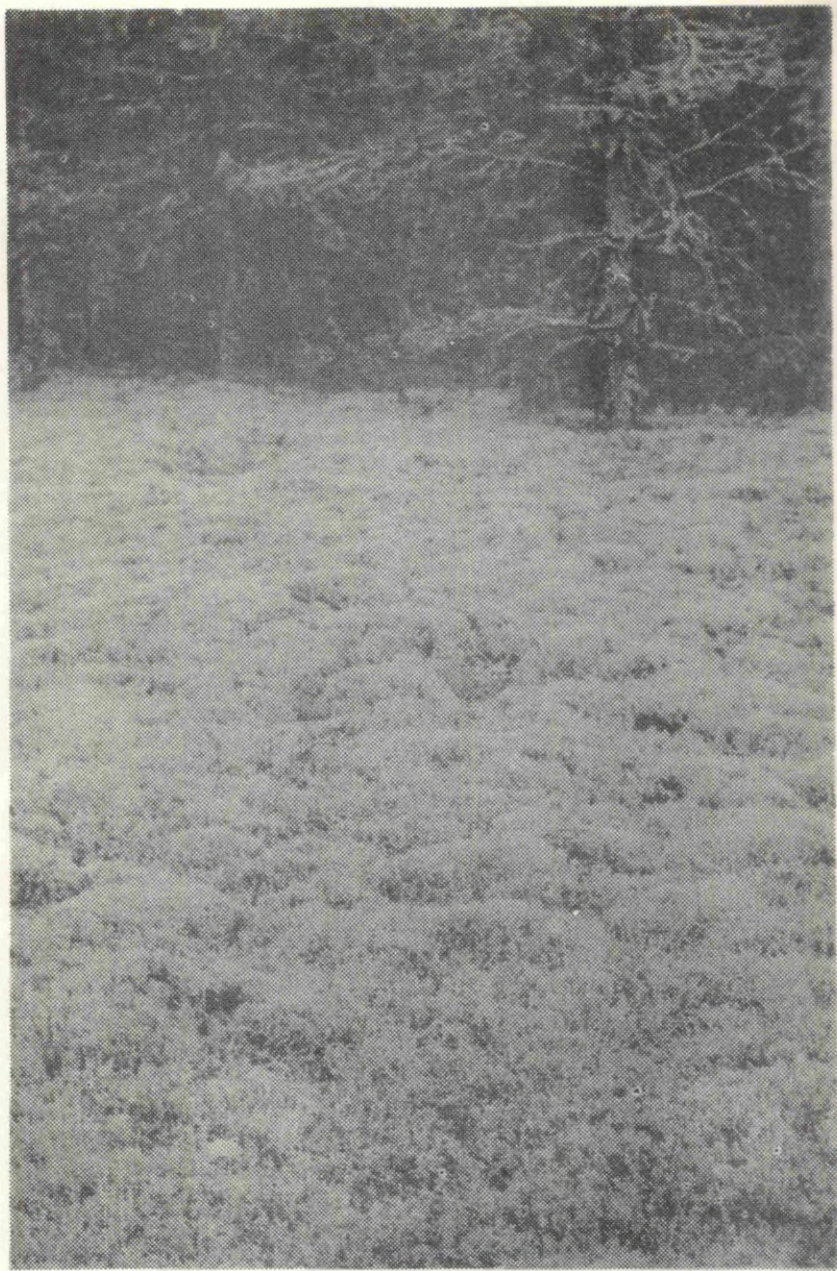


Рис. 4I. Pinetum cladoniosum у Одайтси /о-в Сааремаа/,  
местопрорастание субокеанических видов *Cladonia implexa* и  
*Cl. tenuis*.

absent over large areas on North, East, and South Europe. The centres of abundance are Portugal, the British Isels, N. and W. France, W. Germany, Danmark and S. W. Scandinavia, in which countries it is largely the commonest species of Cladinae." Из соседних и близких Эстонии областей этот вид довольно часто встречается и в западных частях Латвии, Литвы и Калининградской области, но ввиду отсутствия конкретных данных /кроме окрестностей Риги и курской губы - сборы автора/, это не отражено на рис. 40.

Очень схож с предыдущим видом по картине своего распространения в пределах Северной Европы *Cladonia tenuis* /рис. 42/, однако их общие ареалы отличаются друг от друга. Если *Cl. imprexa* является европейским видом, то *Cl. tenuis* - "... has an oceanic northern, amphiatlantic distribution, which comprises western Europe and - according to the data available - Newfoundland. Extremely closely related or  $\pm$  identical unnamed races are known from the Pacific coast of Canada and Alaska, and from the southern slope of Himalaya" /Ahti, 1961 : 59-60/. Очень редок этот вид в Финляндии /несколько местонахождений по юго-западному побережью/; в Латвии известен из окрестностей Риги.

По Окснеру /1956 : 400/, *Leptogium cyanescens* является видом мультирегионального элемента, монтанного типа, по Макаревич /1963/, - того же элемента, монтанно-голарктического типа ареалов. Суза /Suza, 1933/ подчеркивал океанические тенденции ареала этого вида, а Дегелиус /Degelius, 1935/, проанализировав распространение данного вида, причислил его к группе "omnivage" субокеанического элемента. Как показы-

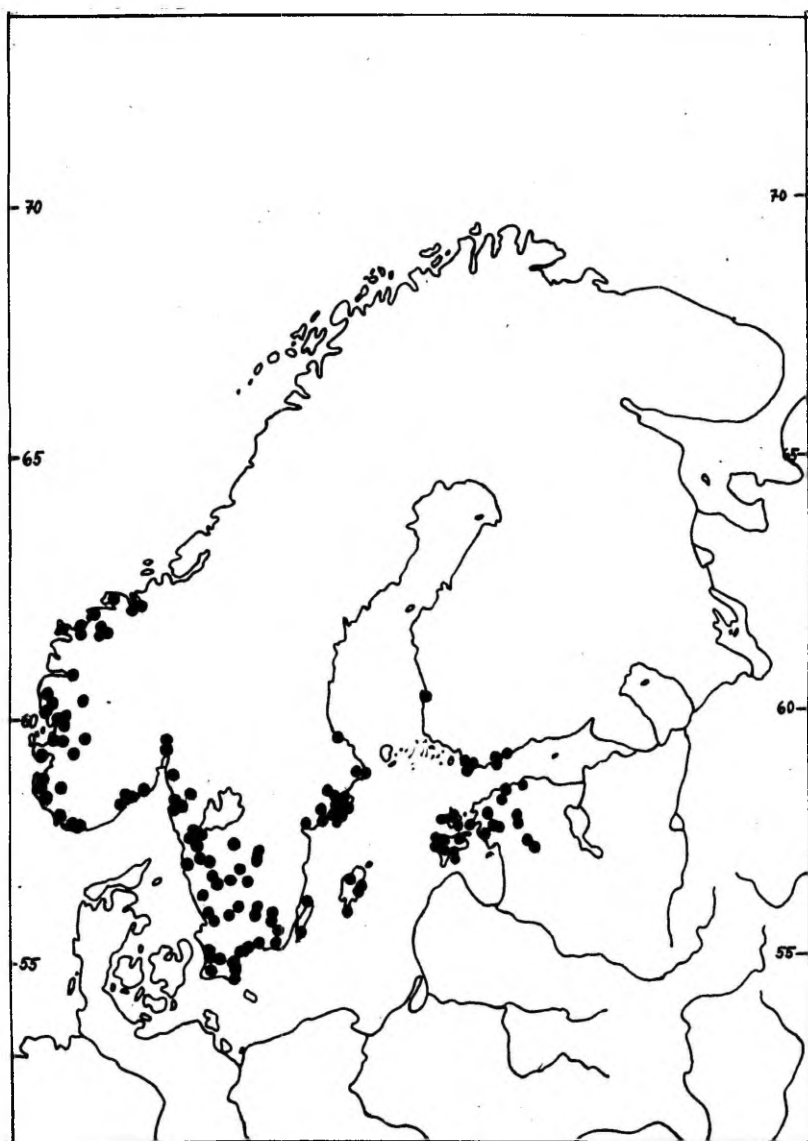


Рис. 42. Местонахождения *Cladonia tenuis* в Северной Европе  
/по Алби, 1962; с дополнениями/.

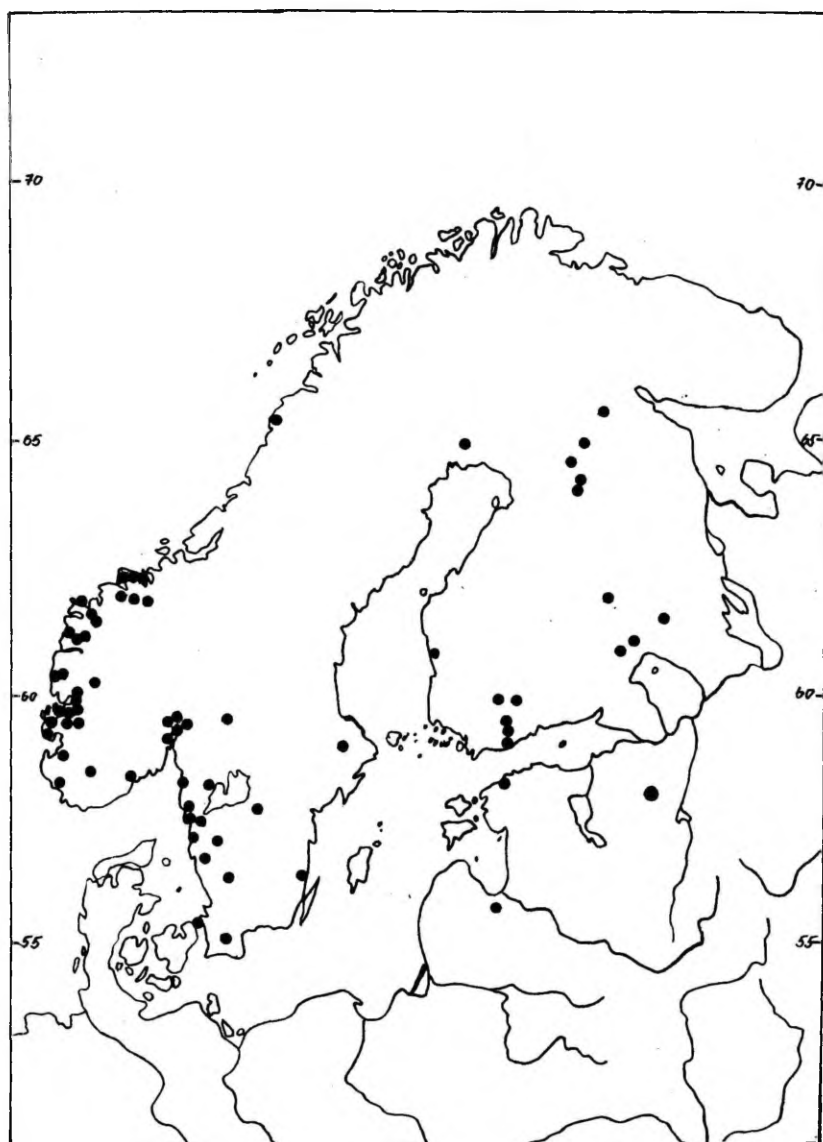


Рис. 43. Местонахождения *Leptogium cyanescens* в Северной Европе /по Degelius, 1935, Fagerstrom, 1946; с дополнениями/.

вает карта /рис. 43/, этот вид в Северной Европе не является особенно распространенным; наибольшее количество местонахождений приурочено к атлантическим берегам Норвегии и Швеции. В общем же этот вид - мультирегионально-субокеанический.

*Nephroma lusitanicum* /рис. 44/ относится многими авторами к субатлантическому или к субокеаническому элементу - Эррихсен /Erichsen, 1927/ - "atlantisch", Суза /Suza, 1933/ - "ozeanische Züge", Дегелиус /Degelius, 1935/ - "das nördlich-mediterranmontane subozeanische Element", Окснер /1956/ - атлантический элемент. В Северной Европе этот вид имеет наибольшее количество местонахождений по атлантическому побережью Норвегии и Швеции и в Южной Швеции. Много местонахождений и на о-ве Готланд /очаг иммиграции этого вида в Эстонию?/. По сравнению с Финляндией /3 местонахождения/, этот вид в Эстонии шире распространен. Кроме океанических и маритимных частей Европы /см. Degelius, 1935, рис. 18/, этот вид встречается и в Северной Америке, но американские лишенологи не отличают его от *N. laevigatum* Ach. /Wetmore, 1960, Hale, Culberson, 1966/.

Распространение *Parmelia mougeotii* детально описано Сузой /Суза, 1950/, который считал его океаническим, в Европе атланта-медитерранским видом. К субокеаническому элементу относит его Клемент /Klement, 1964/. Самыми близкими к эстонским местонахождениям этого вида являются местонахождения в юго-западной части Финляндии /Nakulinen, 1963/. В Швеции встречается только в южных частях - в маритимных областях, например, на о-ве Халландс Вядерё /Almborn, 1955/.



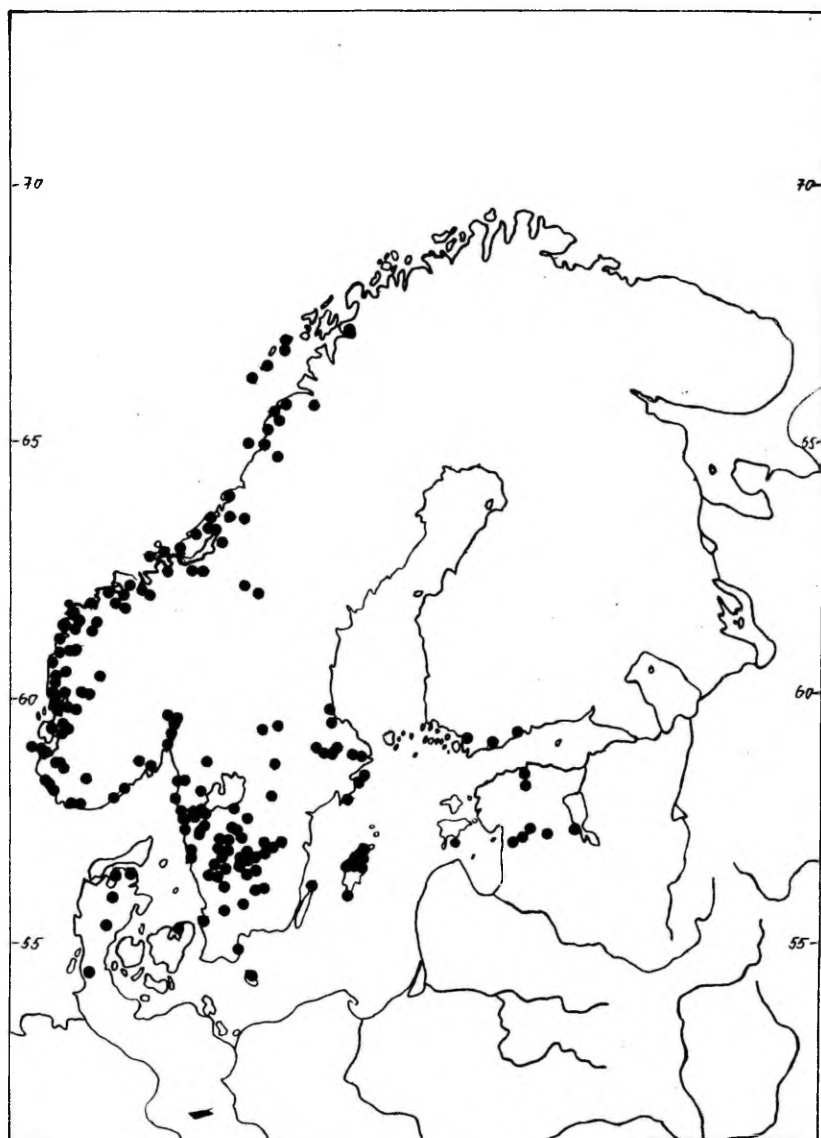


Рис. 44. Местонахождения субокеанического вида *Nephroma lusitanicum* в Северной Европе /по Degelius, 1935; с дополнениями/.



Субокеаническим видом является и *Physcia subobscura*. Этот вид широко распространен по морским берегам Северной Европы /в Финляндии, Швеции, Норвегии, Дании/. Лунге /Lynge, 1916, 1935/ указывает, что *Ph. subobscura* является очень характерным маритимным видом в Северной Европе и встречается даже в Арктике, но по морским берегам средне-европейских стран встречается редко. Таким же маритимным видом в Северной Европе является *Ramalina polymorpha*, нередко покрывающий в близких к морю экотопах целые валуны и камни /например, на полуострове Кассари о-ва Хийумаа/.

Что касается *Ramalina scopolorum* /= *R. siliquosa*/, то, как теперь установлено Кальберсоном /Culberson, 1967/, экземпляры этого полиморфного вида из Эстонии /о-в Папилайд/ принадлежат к "салащиновой расе" *Ramalina crassa* /Del./ Mot., которая встречается по морским берегам Южной Финляндии, Эстонии, Швеции, Дании, Норвегии, Англии и Франции /карта 19 в работе Кальберсона/.

Из видов рода *Umbilicaria* к группе субокеанических видов принадлежат *U. murina* и *U. polyrhiza*. В отношении первого Пёльт /Poelt, 1962 : 557/ пишет: "graue Art von mittleren Größe und atlantischer Verbreitung, von W- und SW-Europa bis Makedonien, in das westliche Mitteleuropa und das Ostseegebiet vorstossend." Савич /1950 : 103/ отмечает для СССР следующие местонахождения: "Остров Гогланд, Прибалтика, Украина /известен из Финляндии/". В общем *U. murina* редкий вид; севернее Эстонии известно только 15 местонахождений в южных частях Финляндии. *U. polyrhiza* - более распространенный вид; в южных частях Финляндии встре-

чаются часто и достигает даже северной части этой страны. В южных и восточных от Эстонии соседних областях эти виды не встречаются.

*Verrucaria maura* - старый обыкновенный морской мультирегionalный субокеанический вид в Эстонии. Он является чрезвычайно распространенным видом по всем морским берегам Северной Европы.

Из видов рода *Xanthoria* к субокеаническим видам относятся *X. aureola* и *X. isidioides*. Первый - довольно широко распространенный вид /Poelt, 1962 : 568 - "Mediterran-atlantische Sippe, bis Südkandinavien reichend"/, обнаруженный в Эстонии в пяти местах, в западной и северо-западной частях республики; второй - редкий морской вид, относимый Пельтом /Poelt, 1962 : 569/ даже к средиземноморским видам, но в действительности лишь изредка и с большими разрывами встречающийся по берегам Средиземноморья, Северного и Балтийского морей.

В отношении времени иммиграции субокеанических видов на территорию Эстонии можно полагать, что это началось не очень давно до наступления атлантического климатического периода. До этого времени те части Эстонии, где сконцентрирована основная масса местонахождений этих видов /т. е. западные острова, западная и северо-западная части материковых районов/, находились под водами Анцилового озера. Кроме неблагоприятных экотопических условий доатлантических периодов, для большинства сравнительно требовательных субокеанических видов оказались неблагоприятными и общеклиматические условия. Но процесс вторжения субокеанических видов, по всей вероятности, не был

"фронтальным", а продолжался и в суббореальный период и усилился в течение субатлантического периода.

В отношении "очагов иммиграций" субокеанических видов не может быть никаких сомнений: контакты ареалов указывают у всех видов на связь со Швецией, особенно с островами Эланд и Готланд, которые вообще являются важным плацдармом для иммиграции субокеанических видов всех групп /мхов, цветковых и др./ на нашу территорию. Так, например, субатлантические виды /по Липпмаа - Lippmaa, 1935/ высших растений - *Lycopodium inundatum*, *Taxus baccata*, *Carex arenaria*, *Rhynchospora fusca*, *Juncus supinus*, *J. squarrosus*, *J. subnodulosus*, *Drosera intermedia*, *Radiola linoides*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Litorella uniflora*, *Myrica gale* - , несомненно, иммигрировали на территорию Эстонии с западных направлений.

#### Голарктический элемент

Этот элемент был в лихеногеографии впервые выделен А.Н. Окснером /1940-1942/ под названием эвриголарктического элемента. Виды этого элемента широко распространены в различных растительно-климатических зонах Голарктики не выявляя особой приуроченности к одной определенной зоне. Такая же трактовка этого элемента у М. Ф. Макаревич, но она отмечает, что "... некоторая часть эвриголарктических видов имеет только кажущееся аazonальное распространение в результате недостаточного изучения их ареалов и экологических особенностей" /Макаревич, 1964 : II/.

Во флоре лишайников Эстонии мы относим к этому элементу 76 видов /II,2%/, принадлежащих к 4 вариантам.

Самыми распространенными голарктическими видами в лихенофлоре Эстонии являются *Cladonia sylvatica* /66/, *Cl. cecidota* /63/, *Alectoria jubata* /46/, *Stereocaulon paschale* /42/, *Parmelia fuliginosa* /39/, *Lecidea glomerulosa* /37/, *Ramalina obtusata* /33/ и др. Видов с одним местонахождением - 19 /25%/, среднее количество местонахождений на один вид - 10,7.

Из экологических групп среди голарктических видов преобладают эпифиты - 27 видов, на втором месте эпилиты на известняковых породах - 21, следуют эпилиты на силикатных вадунах - 20, эпибриофиты и виды, произрастающие на растительных остатках - 14, эпиксилы - 14, эпигейды на песчаных почвах - 12, на богатых известью почвах - 8, на торфянистых почвах - 4 и виды, произрастающие на девонских скалах - 3.

Повидимому, иммиграция голарктических видов и пути их вторжения на территорию Эстонии не отличались существенно от тех же у видов некоторых других элементов, например, бореального. Они могли появиться во флору Эстонии уже в позднем плейстоцене, но их более активная иммиграция происходила позже, очевидно во время бореального и атлантического климатических периодов. Среди видов этого элемента есть как гемерофобные, приуроченные к нетронутым культурой ландшафтам /*Usnea plicata*, *U. glabrata*, *Lecanactis abietina*, *Lempholemma myriococcum*, *Alectoria sarmentosa*, *Collema limosum*, *Stenocybe pullatula*, *Thrombium epigaeum* и др./, так и гемерофильные /в том числе и полеотолерантные/ растения, встречающиеся в измененных культурой условиях, в окрестностях населенных пунк-

тов и т. д. /*Lecanora crenulata*, *L. hageni*, *Lecidea glomerulosa*, *Physcia nigricans*, *Ramalina obtusata*, *Caloplaca desipiens*, *Leptraria aetuginosa*, *Verrucaria nigrescens*, *V. muralis*, *Xanthoria polycarpa* и др./ . Из направлений, исходных для появления голарктических видов на нашу территорию наиболее существенными являются восточный, юго-восточный, юго-западный и западный.

### Мультирегиональный элемент

Этот элемент объединяет виды, произрастающие кроме Голарктики и в других флористических царствах и в различных растительно-климатических зонах по меньшей мере на трех континентах /Окснер, 1940-1942, 1956; Махаревич, 1963, 1964/. При этом виды мультирегионального элемента в нашей схеме деления элементов отличаются от видов нотобореального, омниксероконтинентального, омнинеморального, омниарктоальпийского, омнимонтанного, псевдомедитерранского, мультирегионального субокеанического и омнигипоарктомонтанного субэлементов соответствующих элементов /встречающихся, как и мультирегиональные виды, вне Голарктики/ тем, что они ни в Голарктике, ни вне ее не приурочены к какой-либо одной зоне или к одному более или менее гомогенному типу макрозотопопов. Экологически мультирегиональные виды обыкновенно эвритопные, пластичные, с широкими экоамплитудами. В фитогеографической литературе они носят различные названия - космополитный, бореотропический, мультизональный, плурирегиональный, убиквистический и др.

Лихенофлора Эстонии включает 122 мультирегионального вида /18,0%/. Если же к ним причислить и те виды из других

элементов, которые кроме Голарктики встречаются и за ее пределами, т. е. по нашему делению, виды омниксероконтинентального /5 видов/, омнинеморального /35 видов/, нотобореального /20 видов/, омниарктоальпийского /20 видов/, омнимонтанного /19 видов/, мультирегионального псевдомедитерранского /2 вида/, мультирегионального субокеанического /7 видов/ и омнигипоарктомонтанного /8 видов/ субэлементов соответствующих элементов, то их число в лишенофлоре Эстонии составляет 228 /32,8%.

В отношении размеров и конфигураций ареалов мультирегиональных видов наблюдаются существенные различия, и на основании этого можно выделить ряд субэлементов и вариантов. Так, например, М. Ф. Макаревич /1963/ разделила 229 мультирегиональных видов /26,6%/ лишенофлоры Советских Карпат между 13 типами ареалов и 18 группами распространения. Мы в настоящей работе мультирегиональный элемент подразделять не будем - по тому соображению, что такое деление мало-что даст для познания локальных закономерностей лишенофлоры ограниченной территории /но, несомненно, выделение подчиняющихся единиц элементов является существенным приемом при анализе элемента в целом и лишенофлоры крупных областей/.

Мультирегиональные виды лишенофлоры Эстонии являются "проходящими", т. е. встречаются в соседних странах и в областях всех направлений. Ни один из этих видов не имеет в Эстонии или в близких ей областях каких-либо существенных рубежей своего распространения. Правда, для некоторых видов /*Buellia lauricassiae*, *Caloplaca ferruginea*, *Cladonia magyastica*, *Endopyrenium cinereum*, *E. rufescens*, *Gyalecta jenensis*,

*Leptogium byssinum*, *Pachyphiale fagicola*, *Peltigera degenii*, *Pilophoron cereolus*, *Rinodina exigua* и др./ имеется еще мало данных из более восточных и юго-восточных областей по отношению к Эстонии /Псковская область, Латвийская ССР/, но, по всей вероятности, они там все же встречаются /или, если они действительно не встречаются, то только потому, что там локально не имеется подходящих для данных видов субстратов/.

Мультирегиональные виды обитают на различных субстратах. Первое место занимают эпиксилы /54 вида/, а второе - эпифиты /44 вида/. За ними следуют эпигейды на песчаной почве /40 видов/, эпибриофиты /34 вида/, эпилиты на силикатных валунах /28 видов/, эпилиты на известняках /23 вида/, эпигейды на почвах, богатых известью /21 вид/, эпигейды на торфянистых почвах /18 видов/ и виды, растущие на девонских скалах /14 вида/.

По сравнению с другими элементами, среди мультирегионального элемента имеется наибольшее количество видов с наибольшим количеством местонахождений /среднее количество местонахождений на один вид - 27,4/. Мало видов, имеющих по одному местонахождению; их всего 16 /13,1%. Самыми обыкновенными мультирегиональными видами являются *Peltigera canina* /131/, *R. rufescens* /122/, *Cladonia furcata* /104/, *Parmelia sulcata* /93/, *Cladonia pyxidata* /80/, *Xanthoria parietina* /80/, *Peltigera spuria* /79/, *Cladonia gracilis* /78/, *Hypogymnia physodes* /72/, *Cladonia rangiferina* /71/, *Evernia furfuracea* /71/, *Parmelia saxatilis* /71/, *Cladonia chlorophaea* /70/, *Cetraria glauca* /67/, *C. islandica* /66/, *Cladonia cornuta* /66/, *Cl.*

fimbriata /65/, *Peltigera polydactyla* /65/, *Cladonia crispata* /64/, *Cl. mitis* /63/, *Parmelia conspersa* /60/ и др.

Что касается времени иммиграции мультирегиональных видов на территорию Эстонии, то по этому вопросу трудно сказать что-нибудь определенное. Большинство мультирегиональных видов конкурентно сравнительно сильные и экологически пластичные виды, способные расти на различных субстратах и вытеснять других, конкурентно более слабых видов. Среди них и много нитрофильных /аммонофильных/ полеотолерантных видов, произрастающих в населенных пунктах, в парках и на аллеях городов, и т. д. /*Buellia disciformis*, *Caloplaca aurantiaca*, *C. cerina*, *C. murorum*, *C. pusilla*, *C. pygmaea*, *Lecanora dispersa*, *Lecidea limitata*, *Parmelia sulcata*, *Physcia orbicularis*, *Ramalina pollinaria*, *Sarcogyna pruinosa*, *Xanthoria candelaria*, *X. parietina* и др./. Можно полагать, что иммиграция мультирегиональных видов на территорию Эстонии началась уже в ранние климатические периоды, после освобождения Эстонии из-под вод Балтийского ледникового озера, и что большая часть этих видов достигла Эстонии уже к началу бореального периода. Встречаемость группы нитрофильных полеотолерантных видов, несомненно, стала повышаться уже позднее - начиная с конца суббореального или начала субатлантического периода; когда с деятельностью человека стали возрастать количество и расширяться площадь подходящих для них экотопов. В Финляндии исследованиями К. Линкола /Linkola, 1937/, например, установлено, что такой вид, как *Xanthoria parietina* значительно расширил свою область распространения в этой стране даже в течение двух последних столетий, и заметно продвинулся на



север.

Еще сложнее что-нибудь конкретно сказать в отношении направлений вторжения мультирегиональных видов на нашу территорию. Очевидно, здесь имели свое значение все направления, хотя главными из них и следует считать восточные, юго-восточные, южные и юго-западные направления.

### Эндемы

Территория Эстонии слишком мала, орографически довольно однообразна и не имеет "экстремных" экотопов, чтобы предполагать произрастание на ней узкоместных эндемиков. Но так как 'эндем' - понятие широкое, и можно говорить как об европейских, так и, например, об эстонских эндемиках, то этот вопрос все же следует вкратце рассмотреть.

Единственным видом в лихенофлоре Эстонии, имеющим ограниченное балтоскандинавское распространение, является напочвенный вид *Cetraria alvarensis* /рис. 45/. Этот вид связан в своем распространении с альварами больших островов Балтийского моря - Эланд, Готланд, Сааремаа, Хийумаа, Муху. Кроме того, он найден в материковой части Швеции /провинция Вястерготланд; см. Albertson, 1946/ и в Северо-Западной Эстонии близ Пяскюла. Экологически *C. alvarensis* - облигатный кальцевил. Исходным видом этого молодого неоэндема является, несомненно, панголарктический гипоарктомонтанный вид *Cetraria juniperina*, произрастающий также на альварах, но в большинстве случаев на стволах и ветвях можжевельника. Изредка встречается на альварах и напочвенная разновидность этого вида - *var. terrestris* Schaer. от которого и отдели-



Рис. 45. Балтоскандинавский эндем *Cetraria alvarensis*  
/о-в Сааремаа, альвар у Вирсна/.

лась *Cetraria alvarensis*. Различия между отмеченной разновидностью и *C. alvarensis* следующие: первая образует лежащие на земле розетки широкие слоевищные лопасти которых плоские; второй образует низкие кустики, лопасти которых /особенно в верхних частях слоевища/ радиальные. Кроме того, *var. terrestris* встречается на всем ареале *C. juniperina* а *C. alvarensis* только на альварах Швеции и Эстонии. Факторами, вызвавшими дивергенцию *C. alvarensis* из *C. juniperina* являются своеобразные экологические условия альваров — сухие маломощные, насыщенные кальцием, почвы, субконтинентальные микроклиматические условия.

Других эндемов в составе лишенофлоры Эстонии мы не выделяем, хотя и имеются виды с ограниченными северо-европейскими, северо-западно-европейскими и др. ареалами. Однако необходимо подчеркнуть один существенный признак эндемических видов на которых обращают внимание также Холуб и Ирашек /Holub, Jirasek, 1967 : 92/: "Der Terminus Endemit wird in der Literatur meistens für Mikroarealophyten gebraucht. Gewöhnlich wird kein Nachdruck auf ein autochthones Entstehen des Taxons in seinem heutigen Areal gelegt. Dies verschuldet eine öftere Verwechslung bei der Benützung der Termini Endemit und Relikt. Das autochthone Entstehen eines Endemiten in seinem heutigen Areal, seine beschränkte geographische Verbreitung und seine ausschliessliche Zugehörigkeit zum Gebiet seines Entstehens, betrachten wir als die wichtigsten Merkmale des Endemiten." Если в отношении *Cetraria alvarensis* не приходится сомневаться, что этот вид действительно возник на балтоскандинавских альварах, то другие узко-ареальные северо-европейские и северо-западно-европейские виды /например,

*Phlyctis erythrosora*, *Anaptychia melanosticta* и др./вряд ли возникали аутохтонно на нашей территории. Более правильным было бы считать их у нас реликтами /или реликтоидами/ различных минувших климатических периодов.

## 7 КОМПОНЕНТЫ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЭСТОНИИ

Несмотря на небольшую территорию Эстонии, в лихенофлоре последней можно выделить ряд компонентов, которые отличаются локальными закономерностями распространения. Среди них самым интересным является западно-северо-западный компонент, объединяющий виды, распространенные на западных островах и в северо-западных районах материковой части республики. В этот компонент входит почти сто видов с удивительно схожими картинами распространения в пределах нашей республики /сравните, например, в приложении настоящей работы карты распространения таких видов, как *Collema tenax*, *C. tunaeforme*, *Lecanora rupicola*, *Psora decipiens*, *Toninia coeruleonigricans*, *Cladonia elongata*, *Cl. pocillum*, *Umbilicaria polyphylla*, *Aspicilia calcarea*, *Parmelia centrifuga*, *Ramalina calicaris*, *Fulgensia bracteata* и др./. Большая часть видов этого компонента - кальцефилы. Много ксероконтинентальных, субокеанических, неморальных, арктоальпийских и гипоарктомонтанных видов. Ближе к предыдущему стоит северо-западный компонент, виды которого /их примерно 40/ ограничены в своем распространении лишь северо-западными районами /*Lecidea monticola*, *Haematomma lephaeum*, *Umbilicaria cinerascens* и др./. Меньше /примерно 20/ видов северного компонента. Характерным представителем этого компонента можно счи-

татъ *Protoplastenia rupestris*.

Довольно большую группу видов /60/ образует западно-островной компонент, ограниченный в распространении лишь с западными островами. При этом интересно, что на небольшом острове Абука встречается 17 видов, не найденных нигде в других частях республики.

20 видов образуют западный компонент, распространенный более или менее равномерно по всей западной части территории республики /т. е. западнее т. н. Промежуточной Эстонии/.

В особый компонент можно объединить виды, распространенные более или менее равномерно по всей материковой части республики, но не достигающие западных островов /30 видов, например *Mycoblastus sanguinarius*, *Cladonia acuminata*, *Lecanora pinastri*, *Physcia parvula* и др./.

Восточный компонент /40 видов/ объединяет виды, местонахождения которых расположены восточнее Промежуточной Эстонии /*Conioscybe furfuracea*, *Crocynia membranacea*, *Coenogonium nigrum*, *Cladonia flabelliformis*, *Lecanora conizaea*, *Menegazzia pertusa*, *Letharia mesomorpha* и др./.

Последний, "проходящий" компонент объединяет виды, распространенные более или менее равномерно по всей территории /220 видов/.<sup>х/</sup>

Приведенные данные показывают еще раз, насколько беднее лишенофлора восточных частей нашей республики по сравнению с западными. Если восточный компонент содержит лишь 40 видов, то видов с западной тенденцией распространения более 200.

<sup>х/</sup> у большой группы видов мы не определили их принадлежности к компонентам ввиду отсутствия достаточного материала для этого.

## 8. КРОНАНТЫ, МИГРАНТЫ И ЭКАНТЫ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЭСТОНИИ

### Кронанты

Отнесение того или иного вида к определенному кронанту является одной из сложнейших задач в лихеногеографии. Зависит это в основном от двух обстоятельств: во-первых - **иммиграция** различных видов на какую-нибудь территорию обыкновенно не протекает синхронно, фронтально, а продолжается в течение длительного времени и нескольких климатических периодов /хотя и один из периодов может быть наиболее благоприятным для их вторжения/; во-вторых - отсутствие субфоссильного материала /такого важного, например, при определении кронантов среди высших растений/ делает соответствующие выводы в лихеногеографии предрассудочными и даже спекулятивными. Но это "спекуляция", с которой, к сожалению, еще приходится мириться.

В соответствии с основными климатическими периодами среди лишайников Эстонии можно выделить следующие кронанты: I/ субарктический /некоторые арктоальпийские и гипоарктомонтанные реликты, сохранившиеся в местообитаниях выше максимальных границ анцилового озера/, 2/ пребореальный /немногие арктоальпийские, гипоарктомонтанные, бореальные, голарктические и мультирегionalные виды/, 3/ бореальный /большинство видов бореального, голарктического, монтанного, мультирегionalного элементов, некоторые неморальные, медитерранские, ксероконтинентальные и океанические виды/, 4/ атлантический /большинство неморальных видов, многие монтанные и океаниче-



ские виды/, 5/ суббореальный /многие ксероконтинентальные, средиземноморские, а также океанические виды/, 6/ субатлантический /некоторые средиземноморские, ксероконтинентальные, океанические виды, гемифильные виды мультирегионального и голарктического элементов/.

В связи с выделением кронантов встает и проблема реликтов. Как мы уже выше отмечали, большинство видов лишенофлоры Эстонии, которые в современных флорах связаны с гипоарктическими, арктическими и альпийскими областями, все же во флоре нашей территории не являются настоящими реликтами, т. е. сохранившимися с периода перигляциальной флоры. Большинство этих видов "странствующие" реликты, или реликтоиды /например, *Cetraria cucullata*/.

Настоящих реликтов в нашей флоре больше среди видов неморального элемента, которые, будучи связаны с широколиственными породами, сохранились в современной флоре в соответствующих реликтовых лесных сообществах, главным образом в западной и северной частях республики. Ксероконтинентальные и средиземноморские виды, которые обычно считались у нас реликтами сухого и сравнительно теплого суббореального климатического периода, на самом деле иммигрировались на территорию Эстонии в течение длительного периода /начиная с бореального периода/, а некоторые достигли нашей территории сравнительно недавно, в субатлантический период /например, *Cladonia convoluta*/.

В общем же имеющийся у нас лишеногеографический материал не позволяет вывести строгих заключений в отношении реликтности одного или другого вида.

## Мигранты

По сравнению с кронантами выделение мигрантов является несколько более объективным действием, так как для этого отчасти имеется конкретная основа — точно /или более или менее точно/ установленные ареалы различных видов, на основе которых можно определить место изучаемой территории в пределах ареалов, место центров массовости по отношению к конкретной территории и т. д.

Среди различных элементов встречаются разные мигранты. Северные и западные /северо-западные и северо-восточные/ мигранты господствуют среди арктоальпийского элемента, восточные /юго-восточный и северо-восточный/ мигранты — среди бореального и голарктического элементов, южные /юго-западные и юго-восточные/ — среди неморального элемента, западные /+ юго-западные/ — среди ксероконтинентального, океанического и средиземноморского элементов. У других элементов представлено более или менее одинаковое количество нескольких мигрантов /у монтанного, мультирегионального элементов/. Гипоарктомонтанные виды разделяются между несколькими мигрантами, причем группа эпифитов иммигрировала с запада, юго-запада и юго-востока, а эпилиты преимущественно с севера, северо-востока и северо-запада. Отмечается общая закономерность — виды более редких элементов /арктоальпийского, средиземноморского, ксероконтинентального, океанического/ проникли на территорию Эстонии в основном с запада, юго-запада или северо-запада, а виды более обычных /и широкоареальных/ элементов — с востока, юго-востока, юга.



### Экранты

Как видно по таблице 3, среди разных элементов господствуют различные экранты /экологические группы/, т. е. каждый элемент занимает как бы один, два определенного типа местоопитаний. Так, у арктоальпийских, гипсарктомонтанных, монтанных и океанических видов на первом месте стоят эпилиты, обитающие на гранитных валунах, а на втором месте, соответственно, эпигейды, произрастающие на богатых известью почвах, эпигейды песчаных почв, эпилиты известняковых пород и эпифиты. Бореальные, неморальные и голарктические виды наиболее богаты эпифитами, на втором же месте эпиксилы /как у бореальных, так и неморальных/ и эпилиты известняковых пород. Медитерранские почти без исключения растут на известняковых скалах, камнях и галечнике. Среди ксероконтинентальных видов больше всего эпигейдов богатых известью почв, а у мультирегionalных видов — эпиксильов и эпифитов.

Рассматривая таблицу 4 по основным типам местообитаний, мы видим, что в лихенофлоре Эстонии наибольшее количество видов произрастает на коре деревьев /277 видов/, на втором месте — не содержащие кальция силикатные валуны и камни /272 вида/, на третьем — древесина /154 вида/, на четвертом — песчаные почвы /102 вида/, на пятом — известняковые скалы и камни /99 видов/, на шестом — мхи и растительные остатки /79 видов/, на седьмом — богатые известью почвы /62 вида/, на восьмом — торфянистые почвы /41 вид/ и на девятом — девонские скалы /32 вида/.

Таблица 3

## Экранты лихенофлоры Эстонии

Экол. группы Элементы	Эпилиты		Эпифиты		Эпиксилы	Эпигеиды			На девонских скалах
	Известн. породы	Силикатн. валуны	На коре	На мхах и раст. ост.		На богат. изв. почвах	На песч. почвах	На торф. почвах	
Арктоальпийский	4	20	4	3	-	7	3	-	-
Гипоарктомонтанный	2	17	8	7	5	4	9	2	-
Монтанный	12	13	12	6	3	1	2	2	2
Бореальный	17	30	81	7	42	5	20	10	4
Медитерранский	8	1	-	-	-	1	-	-	-
Ксероконтинентальный	4	3	1	-	-	11	3	-	-
Океанический	1	20	11	3	1	3	8	5	1
Неморальный	-	10	77	4	29	-	2	-	6
Голарктический	21	20	27	14	14	8	12	4	3
Мультирегиональный	23	28	44	34	54	21	40	18	14
Эндемы	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Виды с неопределенным ареалом	92	262	265	78	148	62	99	41	30
	7	10	12	1	6	-	3	-	2
	99	272	277	79	154	62	102	41	32

## 9. СВОДНЫЙ ОБЗОР ЭЛЕМЕНТОВ И ПОСТЯЦИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ ЭСТОНИИ

### Элементы

Сводные данные, характеризующие по-элементный состав лихенофлоры Эстонии приведены в таблице 4. Как видно по этой таблице, в лихенофлоре Эстонии количественно преобладают бореальные виды /149 видов, 22,0%/, на втором месте мультирегиональные виды /122, 18,0%; если же к этому элементу причислить и виды других элементов, распространенные и вне Голарктики, то соответствующие цифры будут 228 и 32,8%/. Далее идут виды неморального /94, 13,9%/, голарктического /76, 11,2%/, монтанного /46, 6,7%/, гипоарктомонтанного /45, 6,7%/, арктоальпийского /41, 6,1%/, океанического /33, 4,9%/, ксеро-континентального /19, 2,8%/, и средиземноморского /11, 1,6%/. элементов. В этих данных в общем довольно ясно выражается географическая и генетическая сущность лихенофлоры Эстонии. Не принимая во внимание мультирегиональные и голарктические виды, не имеющие в отношении нашей территории особого фитогеографического индикационного значения, лихенофлору Эстонии следует считать неморально-бореальной. Это вполне обосновано, так как в Эстонии находится северная часть ареала многих видов всех групп растений, связанных с широколиственными лесами. Территория же Эстонии разделяется в фитогеографических и геоботанических районированиях на два подразделения более высокого ранга, характерными чертами которых с одной стороны является обилие неморальных, а с другой - бореальных видов /свя-

Таблица 4

Элементы, субэлементы и варианты  
лихенофлоры Эстонии

Элементы, субэлементы, варианты	Кол-во видов и % /в скоб- ках/	Среднее кол-во местона- хождений на один вид	Видов с од- ним место- нахождением и % /в скоб- ках/
1	2	3	4
I <u>Арктоальпийский</u>	41 /6,1/	4,2	17 /41,5/
I. Эварктоальпийский	21		
1/ Панголарктический	19		
2/ Евразийский	2		
2. Омниарктоальпийский	20		
II <u>Гипоарктомонтанный</u>	45 /6,7/	9,2	17 /37,8/
I. Эвгипоарктомонтанный	37		
1/ Циркумполярно-мон- танный	33		
2/ Европейский	1		
3/ Евразийский	3		
2. Омнигипоарктомонтан- ный	8		
III <u>Бореальный</u>	149 /22,0/	10,9	39 /26,2/
I. Эвбореальный	129		
1/ Европейский	29		
2/ Евразийский	11		
3/ Еврамериканский	28		
4/ Панбореальный	61		
2. Нотобореальный	20		
IV <u>Неморальный</u>	94 /13,9/	14,9	30 /31,3/
I. Эвнеморальный	59		
1/ Европейский	21		

=====				
I		2	3	4
=====				
2/ Евразийский	5			
3/ Евразийский	18			
4/ Паннеморальный	15			
2. Омнинеморальный	35			
У <u>Медитерранский</u>	11	/1,6/	2,7	6 /54,5/
1. Субмедитерранский	6			
2. Псевдомедитерранский	5			
1/ Евразийский	2			
2/ Евразийско-борео-американский	1			
3/ Мультирегиональный	2			
УІ <u>Ксероконтинентальный</u>	19	/2,8/	12,5	5 /26,3/
1. Эвксероконтинентальный	14			
1/ Европейский	4			
2/ Евразийский	5			
3/ Евразийский	1			
4/ Евразийско-борео-американский				
2. Омниксероконтинентальный	5			
УІІ <u>Монтанный</u>	46	/6,7/	4,3	23 /50/
1. Эвмонтанный	13			
1/ Европейский	10			
2/ Евразийский	1			
3/ Евразийский	2			
2. Субмонтанный	24			
1/ Европейский	10			
2/ Евразийский	2			
3/ Евразийский	9			
4/ Евразийско-борео-американский	3			
3. Омнимонтанный	9			
УІІІ <u>Океанический</u>	39	/4,9/	2,5	12 /27,5/

	1	2	3	4
I. Голарктический суб- океанический	26			
1/ Европейский	12			
2/ Евразийский	2			
3/ Еврамериканский	10			
4/ Евразийско-борео- американский	2			
2. Мультирегиональный субокеанический	7			
IX <u>Голарктический</u>	76	/11,2/	10,7	19 /25/
1/ Европейский	3			
2/ Евразийский	6			
3/ Еврамериканский	30			
4/ Евразийско-борео- американский	37			
X <u>Мультирегиональный</u>	122	/18,0/	27,4	16 /13,1/
Эндемы	1	/0,2/		
Виды с неопределенными ареалами	40	/5,9/		

занных, в основном, с хвойными лесами/. Так, по Браун-Бланке /Braun-Blanquet, 1928/ Западная Эстония относится к Среднеевропейской, а Восточная - к Восточноевропейской /Среднерусской/ провинции, причем для первой характерными являются широколиственные и широколиственно-хвойные, а для второй - хвойные и мелколиственные /пихотаённые/ леса. Лаасимер /1958, 1965/ относит Эстонию к Прибалтийской геоботанической провинции, причем граница между Восточно-Прибалтийской и Западно-Прибалтийской подпровинциями проходит поперек Эстонии в направлении юг - юго-запад - север - северо-восток. На основе вышеизложенного можно сделать вывод, что лихеногеографический Эстонии входит в пределах Северной Европы в очень важную стыковую область, где, с одной стороны, на северной /северо-восточной, северо-западной/ границе находятся многие более южные виды, а, с другой стороны, на южной границе многие северные арктоальпийские, гипоарктомонтанные /в равнинных условиях/ и др. виды.

Из видов элементов, субэлементов и вариантов, распространенных только в пределах Голарктики, в региональном отношении большинство являются евразийско-бореоамериканскими /175 видов/, меньше еврамериканских /100 видов/, европейских /96 видов/ и евразийских /37/ видов.

Значение отдельных элементов в лихенофлоре Эстонии отражается не только в количестве видов, составляющих различные элементы. В таблице 5 приведены и данные в отношении средних количеств местонахождений на один вид и количества очень редких /I местонахождение/ видов. Как видно, по сред-

нему количеству местонахождений на один вид первое место занимают виды мультирегионального /27,4/, второе - неморального /14,9/, третье - ксероконтинентального элементов /12,5/. Далее идут бореальные /10,9/, голарктические /10,7/, гипсоарктомонтанные /9,2/, монтанные /4,3/, арктоальпийские /4,2/, средиземноморские /2,7/ и океанические /2,5/ виды. Самый высокий процент видов с одним местонахождением у средиземноморских /54,5%/, и монтанных /50,0/ видов, самый низкий - у мультирегиональных /13,1/.

Характерные географические черты лишенофлоры Эстонии выявились бы более четко, если возможно было сравнить ее поэлементный состав с флорами соседних /как северных, так и южных/ и близких областей. Это, к сожалению, сделать невозможно, так как в отношении Финляндии, Латвии, Ленинградской или Псковской областей нет полных списков лишенофлоры, отсутствуют также и поэлементные анализы. Некоторые сравнимые данные приводятся в работе А. Питеранса /1965/ о флоре лишайников долины нижнего течения реки Даугавы /Латвийская ССР/. 222 вида лишенофлоры этой области разделяются автором между 12 элементами, причем данная флора характеризуется как бореально-эвриголарктическая. Бросается в глаза очень малочисленное наличие во флоре долины реки Даугавы арктоальпийских /3/, гипсоарктомонтанных /10/ и ксероконтинентальных /2/ видов.

Самые точные данные о более далеких областях находим в монографии М. Ф. Макаревич /1963/. 860 видов лишенофлоры Украинских Карпат разделяются ею между 14 элементами. Лише-



нофлору изученной области М. Ф. Макаревич характеризует как бореально-монтанную. Но при этом все же заметно большое участие во флоре неморальных видов /96, вместе с неморальными видами мультирегионального элемента - 148/.

Чтобы провести сравнение элементов лишенофлоры Эстонии и Украинских Карпат мы включили виды тех ареонов М. Ф. Макаревич, которых мы не выделяем, в наши элементы /таблица 5/. Как видно по таблице, в лишенофлоре Украинских Карпат /по сравнению с Эстонией/ больше арктоальпийских, гипоарктомонтанных, альпийских /в Эстонии вообще не встречаются/, неморальных и монтанных видов, и меньше бореальных, медитерранских, ксероконтинентальных, голарктических, мультирегиональных и океанических видов.<sup>х/</sup>

Таблица 5

Сравнение элементов лишенофлор Эстонии  
и Украинских Карпат

Элементы	Эстония	Украинские Карпаты
1. Арктоальпийский	41; 6,1%	81; 9,4% /54 арктоальп. + 8 арктоальп.-ант. + 3 арктомонт. + 16 мультирег. арктоальп./.
2. Гипоарктомонтанный	45; 6,7%	71; 8,2% /58 гипоарктомонт. + 13 мультирег. гипоарктомонт./.

<sup>х/</sup> В действительности в лишенофлоре Украинских Карпат есть и океанические /субокеанические/ виды, но М. Ф. Макаревич не выделяет их под этим элементом /например *Alectoria bicolor*, *Cladonia implexa*, *Cl. tenuis*, *Leprogium cyanescens* и др./.

Элементы	Эстония	Украинские Карпаты
3. Альпийский	-	31; 3,6%
4. Бореальный	149; 22,0%	124; 14,4% /109 бор. + 15 но- тобор./
5. Неморальный	94; 13,9%	148; 17,2% /96 нем. + 52 муль- тирег. нем./
6. Медитерранский	11; 1,6%	7; 0,8%
7. Ксероконтинентальный	19; 2,8%	13; 1,5% /9 ксеромерид. + 4 мультирег. ксерома- рид./
8. Монтанный	46; 6,7%	202; 23,5% /162 монт. + 4 бор.- монт. + 36 мульти- рег. монт./
9. Голарктический	76; 11,2%	50; 5,8%
10. Мультирегиональный	122; 18,0%	108; 12,6%
11. Океанический	33; 4,9%	- /?/
Виды с неопределен- ным ареалом	40; 5,9%	25; 2,9%

### Постгляциальное развитие

Развитие лишенофлоры Эстонии началось после отступления ледникового покрова валдайского ледникового века и вод Балтийского ледникового озера. Во время субарктического климатического периода на территорию Эстонии несомненно иммигрировалось немало арктических, арктоальпийских и гипоарктомонтанных видов. О видовом составе соответствующей же флоры трудно судить ввиду отсутствия субфоссильного материала. Можно все же полагать, что в этой флоре были обильно представлены такие виды, как *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cetraria cucullata*, *C. hiascens*, *C. nivalis*, *Cladonia amaurocraea*, *Cl. bellidiflora*, *Solorina crocea*, *Nephroma arcti-*

cum, *Thamnia vermicularis* /встречается обильно в современной флоре Эланд и Готланд, см. Hasselrot, 1953/ и др.

Н. А. Миняев /1965/, давший чрезвычайно глубокий анализ арктического и арктоальпийского элементов во флоре Северо-Запада европейской части СССР считает, что в пределах Эстонии местом первичного распространения арктических и арктоальпийских видов в готигляциале является северное побережье /глинт/. Из лишайников принадлежащих к арктоальпийскому элементу здесь найдены *Nephroma arcticum*, *Cetraria nivalis*, *Parmelia stygia* и немногие другие. Остальные части Эстонии /западное побережье и острова/ Миняев считает местами вторичного распространения арктоальпийских видов.

Во время межстадиального потепления аллерёд лихенофлора стала обогащаться эпифитными бореальными, монтанными, голарктическими и мультирегиональными видами. Возможно, что встречались уже и единичные неморальные виды. После регресса этой эпифитной флоры во время прохладного "верхнего дриаса" /когда лесная растительность отступила на юг, и в растительности территории опять-таки господствовали тундровые элементы/, в более теплый и сухой пребореальный период снова происходила иммиграция в основном бореальных и голарктических видов. Многие арктические и арктоальпийские виды были к концу пребореального периода вытеснены из лихенофлоры нашей территории, а сохранившиеся сконцентрировались в убежищах. По всей вероятности, в этот период проникли в Эстонию и первые субокеанические и ксероконтинентальные

виды. В бореальный период происходила иммиграция многих видов различных элементов — бореального, монтанного, голарктического, мультирегионального и др. Лихенофлора Эстонии приобретает в это время уже близкий к современному характер. Отсутствуют еще только наиболее требовательные в отношении климатических условий/неморальные, субокеанические, суб- и псевдомедитерранские виды. Эвратические валуны в северных частях республики /рис. 46/, освободившись из-под вод, покрывались лишайниками различных элементов. Валуны были заселены и многими арктоальпийскими, гипоарктомонтанными, субокеаническими и монтанными видами. Дюны и песчаники /рис. 47/ стали покрываться напочвенными видами родов *Cetraria*, *Stereocaulon*, *Cladonia* и др. Большинство массовых видов последнего рода /особенно виды группы *Cladina*/ были к концу бореального периода уже представлены в лихенофлоре Эстонии. Во время влажного и теплого атлантического периода в лихенофлоре Эстонии происходили существенные изменения — мощная волна неморальной флоры принесла на нашу территорию много средне-европейских видов широколиственных лесов. В отличие от арктоальпийских видов субарктического периода, из которых многие в течение последующих климатических периодов были вытеснены из флоры Эстонии, большинство неморальных видов сохранилось в лихенофлоре Эстонии до настоящих дней или только сократило свою встречаемость. Лишь наиболее требовательные виды /возможно *Usnea florida*, *Buellia canescens*, *Parmelia trichotera* и др./ исчезли во время сухого и теплого суббореального периода. В атлантический период достигли территории Эстонии и

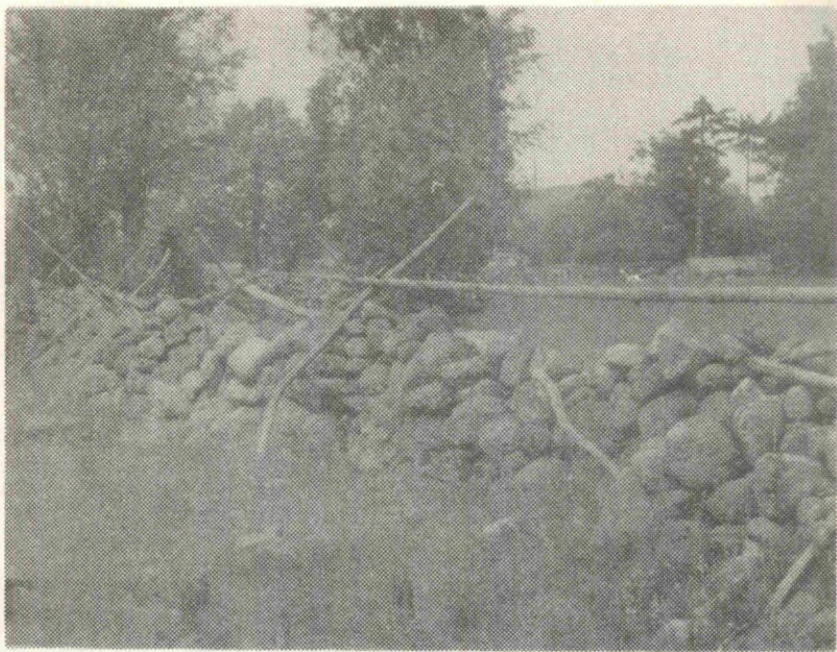


Рис. 46. Каменные ограды в Западной и Северной Эстонии  
- характерное местообитание многих литофильных видов /Ныва,  
Северо-Западная Эстония/.





Рис. 47. Дюны у Одалятси /о-в Сааремаа/.

все суббореальные виды. В суббореальный период происходил активный процесс вторжения на нашу территорию многих ксероконтинентальных, а также средиземноморских видов. Большинство альварных площадей в Северной и Западной Эстонии было освобождено из-под морских вод и на них стало формироваться сложная флора, включающая как ксероконтинентальные и средиземноморские, так и реликтовые арктоальпийские виды. Для последних тысячелетий /субатлантический период/ в динамике лишенофлоры наиболее существенным процессом являлось формирование полеотолерантной, связанной с поселенными пунктами человека флоры. Эта флора содержит более ста видов, которые особенно обильно произрастают в городах, селах и т. д.

Из вышеизложенного видим, что лишенофлора Эстонии имеет хотя и не длительную, но весьма "пеструю" историю, что хорошо отражается и в ее современном составе.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Андреева Е. И. 1959. Лишайники Иссык-Кульской котловины и их географическое распределение. Труды Ин-та географии АН СССР, 75. Работы Тяньшанской физико-географической станции, 6.
- Андреева Е. И. 1963. Лишайники мелкосопочной части пустыни Бетпак-Дала. Тр. Ин-та ботаники АН Каз.ССР, 15 Мат. к флоре и раст. Казахстана. Алма-Ата.
- Бархалов Ш. О. 1965. Лихенофлора Талыша. Автореф. дисс. Баку.
- Бархалов Ш. О. 1965<sup>a</sup>. О тропических лишайниках в Талыше. Мат. Закавказ. конф. по спор. раст. Баку.
- Голубкова Н. С. 1965. Географический анализ лихенофлоры верхне-волжского флористического района. Нов. сист. низш. раст., 1965. Л.
- Гричук М. П., В. П. Гричук. 1960. О приледниковой растительности на территории СССР. В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М.
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. Ин-та Азерб. фл. АН СССР, 1.
- Еленкин А. А. 1901. О кочующих лишайниках пустынь и степей. Тр. СПб. Общ. Естествоиспыт., 32, 1.
- Еленкин А. А. 1903. О "замещающих" видах. Тр. Петерб. общ. естествоисп., Протоколы засед., 1.
- Еленкин А. А., В. А. Петров. 1912. О некоторых редких ли-



шайниках для Петроградской губернии. Изв. Главн. Бот. сада РСФСР, 19, 1.

Кац Н. Я. 1952. О ледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине в послевалдайское время. Бюлл. МОИП, отд. биол., 57, 6.

Кессель Х. 1960. О геологии голоценовых береговых образований моря на территории Эстонской ССР. Тр. Ин-та геол. АН ЭССР, 5.

Клеопов Ю. Д. 1938. Проект класифікації географічних елементів для аналізу флори УРСР. Журн. Ин-та бот. АН УРСР, 17, 21.

Лаасимер Л. 1958. Геоботаническое районирование Эстонской ССР. Бот. журн., 43, 3.

Лазаренко А. С. 1944. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока. Сов. бот., 6.

Лазаренко А. С. 1956. Основи засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. Укр. бот. журн., 13, 1.

Макаревич М. Ф. 1963. Анализ лишенофлоры Украинских Карпат. Видавн. АН УРСР. Київ.

Макаревич М. Ф. 1963<sup>a</sup>. Монтанніе лишайники в лишенофлоре Украинских Карпат. Флора и фауна Карпат, 2. М.

Макаревич М. Ф. 1964. Анализ лишенофлоры Украинских Карпат. Автореферат диссертации. Ленинград.

Марков К. К. 1961. Стратиграфия голоцена и позднеледниковья. В кн.: Рельеф и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Русской равнины. М.

- Марков К. К., Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. 1965. Четвертичный период /ледниковый период - антропогенный период/. I. М.
- Мережковский К. С. 1911. Лихенологическая поездка в Киргизские степи /г. Богдо/. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 43, 5.
- Миняев Н. А. 1936. Новые лишайники для флоры окрестностей Ленинграда. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. II. Спор. раст., 3.
- Миняев Н. А. 1940. Реликтовые элементы в современной флоре лишайников восточной Прибалтики. Бот. журн., 25, 4-5.
- Миняев Н. А. 1949. Основные проблемы географии лишайников. Тр. Второго Всесоюзн. географ. съезда, III.
- Миняев Н. А. 1965. Арктические и арктоальпийские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. Сб.: Ареалы растений флоры СССР. Л.
- Миняев Н. А. 1966. История развития флоры Северо-Запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена. Автореф. дисс. Л.
- Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.
- Окснер А. Н. 1934. Реликтові обриси з Далекого Сходу. Висн. Київ. бот. саду, 17.
- Окснер А. Н. 1937. Визначник лишайників УРСР. Київ.
- Окснер А. Н. 1939. Епіфільні лишайники Кавказа на фоні їх

загального поширення. Журн. Ін-та Бот. АН УРСР,  
21-22.

Окснер А. Н. 1944. О происхождении ареала биполярных лишай-  
ников. Бот. журн., 29, 6.

Окснер А. Н. 1946. Неморальный элемент в лишайнофлоре Со-  
ветской Арктики. Мат. по ист. Фл. и раст. СССР, 2.

Окснер А. Н. 1948. Арктичний елемент в лишайнофлорі радян-  
ського сектора Полярної області. Бот. журн. АН  
УРСР, 5, 1.

Окснер А. Н. 1953. Про рід *Fulgensia* у флорі Української РСР.  
Бот. журн. АН УРСР, 10, 3.

Окснер А. Н. 1956. Флора лишайників України. І. Київ.

Орвику К. 1955. Основные черты геологического развития тер-  
ритории Эстонской ССР в антропогеновом периоде.  
Изв. АН ЭССР, 4, 2.

Орвику К. 1956. Стратиграфическая схема антропогеновых чет-  
вертичных отложений территории Эстонской ССР. Тр.  
Ин-та геол. АН ЭССР, 1.

Орвику К. 1957. Стратиграфическая схема антропогеновых /чет-  
вертичных/ отложений на территории Эстонской ССР.  
Научн. сообщ. Ин-та геол. и геогр. АН Лит. ССР, 4.

Орвику Л. 1960. Современное состояние палинологических иссле-  
дований в Эстонской ССР. Тр. Ин-та геологии, 5,  
Таллин.

Паавер К. 1965. Формирование териофауны и изменчивость мле-  
копитающих Прибалтики в голоцене. Тарту.

Питеранс А. 1965. Флора лишайников долины нижнего течения ре-

ки Даугавы. Автореферат дисс. Ленинград.

- Рассади́на К. А. 1950. Цетрария /Cetraria/ СССР. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. II /Споровые растения/, 5. М.-Л.
- Рассади́на К. А. 1964. Род *Menegazzia* Mass. в СССР. Новости систематики низших растений, 1964. М.-Л.
- Рассади́на К. А. 1965. К систематике и географии рода гипогимния. Мат. Звквк. конф. по спор. раст. Баку.
- Ромс Е. Г. 1965. Порошкоплодные лишайники Украины. Автореферат дисс. Киев.
- Сави́ч В. П. 1950. Конспект к флоре лишайников сем. Umbilicariaceae в СССР. Бот. мат. Отд. спор. раст. бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 6. М.-Л.
- Толмачев А. И. 1932. К методике сравнительно-флористических исследований. Журн. Русск. бот. об-ва, 16, I.
- Толмачев А. И. 1952. О некоторых задачах и методах исторической фитогеографии. "Ареал" /картографические материалы по истории флоры и растительности/ М.-Л.
- Толмачев А. И. 1952<sup>a</sup>. К истории развития флор советской Арктики. "Ареал" /картографические материалы по истории флоры и растительности/. М.-Л.
- Толмачев А. И. 1962. Основы учения об ареалах /Введение в хорологию растений/. Л.
- Толмачев А. И. 1965. Теоретические и практические задачи географии растений. Пробл. совр. бот. I. М.-Л.

- Толмачев А. И. 1967. Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Herausgegeben von Dr. Hermann Meusel gemeinsam mit E. Jäger und E. Weisert. VEB Gustav Fischer Verlag. Jena, 1965.  
/Рец./. Бот. журн., 52, I.
- Томин М. П. 1926. Лишайники, встречающиеся на солонцеватых почвах в пустынной области юговостока. В кн.: Б. А. Келлер. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, 2. Воронеж.
- Томин М. П. 1930. Определитель лишайников солонцеватых почв в полупустынных обл. Юго-Востока СССР. Юбил. сб. 25 лет научно-педагогической деятельности проф. Б. А. Келлера. Воронеж.
- Трасс Х. 1963. К флоре лишайников Камчатки I. В сб.: Исследование природы Дальнего Востока. Таллин.
- Трасс Х. 1966. /Рец./. М. Ф. Макаревич. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Укр. бот. журн., 23, 2.
- Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. ИЛ, М.
- Шкутаренко З. В. 1962. О напочвенных лишайниках западной части Тургайской страны. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 2.
- Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19. М.-Л.
- Abbeyes H. des. 1939. Revision monographique des Cladonia du sous-genre Cladina. Bull. Soc. Scient. Bretagne, 16, 2.

- Abbayes H. des. 1959. L'aire géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. et des Abb. /Lichens/ et son écologie d'après de nouvelles observations. Rev. Bryol. et Lichénol., 22. 3-4.
- Ahlner, S. 1940. *Alectoria altaica* (Gyel.) Räs. und ihre Verbreitung in Fennoskandia. Acta Phytogeogr. Suecica, 13.
- Ahlner, S. 1948. Utbredningstypen bland nordiska barrträds-lavar. Acta Phytogeogr. Suecica, 22.
- Ahti, T. 1961. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*). Ann. Bot. Soc. Vanamo, 32, 1.
- Ahti, T. 1966. *Parmelia olivacea* and the allied non-isidiate and non-sorediate corticolous lichens in the Northern Hemisphere. Acta Bot. Fennica, 70.
- Albertson, N. 1946. *Österplana* hed ett alvarområde på Kinnekulle. Acta Phytogeogr. Suecica, 20.
- Allorge, P. 1924. Études sur la flore et la végétation de l'ouest de la France. 1. A propos des espèces atlantiques de la flore française. Bull. Soc. Bot. France, 71.
- Almborn, O. 1948. Distribution and ecology of some South Scandinavian lichens. Bot. Not., Suppl., 1, 2. Lund.
- Almborn, O. 1955. Lavvegetation och lavflora på Hollands Väderö. Kungl. Sv. Vetenskapsak. Avh. i Naturskyddsärenden, 11.

- Andersen, H. B. 1958. *Cetraria cucullata* gefunden i Danmark. Bot. Tidskr., 54.
- Areschoug, F. W. C. 1867. Bidrag till den Skandinaviska Vegetationens Historia. Lunds. Univ. Årsskr. 1866.
- Averdiek, F. 1957. Zur Geschichte der Moore und Wälder Holsteins. Ein Beitrag zur Frage der Rekurrenzflächen. Nova Acta Leopold., N. F., 19, 130.
- Braun-Blanquet, J. 1919. Essai sur les notions "d'élément" et de "territoire" phytogéographique. Arch. Sci., phys. et nat., 5, ser. 1. Genève.
- Braun-Blanquet, J. 1923. L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Paris-Zürich.
- Brodo, I. M. 1963. A phytogeographie analysis of lichens of Long Island, New-York. The Bryologist, 66, 4.
- Brotherus, V. F. 1897. Contributions á la flore lichénologique de l'Asie Centrale. Ofversigt af Finska Vet.-Soc. Förh., 40.
- Christ, H. 1867. Ueber die Verbreitung der Pflanzen in der alpinen Region der europaischen Alpenkette. Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges., 22. Zürich.
- Culberson, W. L. 1967. Analysis of chemical and morphological variation in the *Ramalina siliquosa* species complex. Brittonia, 19, 4.
- Czeczott, H. 1926. The atlantic element in the flora of

- Poland. Bull. Ac. Polon., Sc. et Lettr., Cl.  
Sc. Math. et Nat., Ser. B. Cracovie.
- Degelius, G. (Nilsson). 1929. *Cetraria norvegica* (Lynge)  
DR. in Fennoskandia. Eine Übersicht anlässlich  
der Auffindung der Art in Schweden. Sv. Bot.  
Tidskr., 22.
- Degelius, G. 1931. Zur Flechtenflora von Ångermanland.  
Ark. f. Bot., 24 A, 3.
- Degelius, G. 1932. Zur Flechtenflora des südlichsten  
Lapplands (Åsele Lappmark) I. Strauch- und Laub-  
flechten. Ark. f. Bot., 25 A, 1.
- Degelius, G. 1935. Das ozeanische Element der Strauch-  
und Laubflechten-Flora von Skandinavien. Acta  
Phytogeogr. Suecica, 7.
- Degelius, G. 1939. Die Flechten von Norra Skäftön. Ein  
Beitrag zur Kenntnis der Flechtenflora und  
Flechtenvegetation im äusseren Teil der schwe-  
dischen Westküste. Uppsala Univ. Årsskr., 11.
- Degelius, G. 1946. Om förekomsten av *Heppia euploca* (Ach.)  
Vain. i Sverige. Bot. Not. 1946. Lund.
- Degelius, G. 1954. The lichen genus *Collema* in Europe.  
Morphology, taxonomy, ecology. Symb. Bot. Upsal,  
13, 2.
- Degelius, G. 1956. Om lavfloran i övre Setesdalen. Bot.  
Not., 109. Lund.
- Doidge, E. M. 1950. The South African fungi and lichens  
to the end of 1945. Bothalia, 5.



- Du Rietz, G. E. 1925. Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. Svenska Växtsoc. Sällsk. Handl., 8. Uppsala.
- Fig., A. 1931. Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore Palestiniénne. Fedde Repert., Beih., 63.
- Filart, J. 1963. Pontiline ja pontosarmaatiline element Eesti flooras. Botaanilised Uurimused, 3. Tartu.
- Engler, A. 1924. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Engler-Gilg, Syllabus der Pflanzenfam. Berlin.
- Erichsen, C. F. E. 1927-1930. Die Flechten des Moränengebiets von Ostschleswig mit Berücksichtigung der angrenzenden Gebiete. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 70-72. Berlin-Dahlem.
- Erichsen, C. F. E. 1936. Pertusariaceae. Rabenhorsts Krypt.-Fl. Deutschl., Österr. u. Schweiz, 9, 5, 1.
- Erichsen, C. F. E. 1940. Neue Pertusarien nebst Mitteilungen über die geographische Verbreitung der europäischen Arten. Ann. Mycol., 38. Berlin.
- Erichsen, C. F. E. 1956. Flechtenflora von Nordwest-Deutschland. Stuttgart.
- Erkamo, V. 1956. Untersuchungen über die pflanzen-biologischen und einige andere Folgeerscheinungen der neuzeitlichen Klimaschwankung in Finnland. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 28, 3.

- Fagerström, L. 1939. *Cetraria nivalis* (L.) Ach. funnen i Terijoki. Mem. Soc. F. Fl. Fenn., 15.
- Firbas, F. 1949. Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. I. Jena.
- Frey, E. 1963. Beiträge zu einer Lichenenflora der Schweiz II. Die Familie Physciaceae. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 73.
- Fries, E. M. 1831. *Lichenogeographia europaea reformata*. Lundae.
- Gams, H. 1931. Das ozeanische Element in der Flora der Alpen. Jahrb. Ver. z. Schutz d. Alpenfl., 3. München.
- Glanc, K., Z. Tobolewski. 1960. Porosty Bieszczadow zachodnich. Poznanski Tow. Przyjaciol Hayk, wydzial Mat.-Przyr., Prace Kom. Biol., 21, 4.
- Hakulinen, R. 1954. Die Flechtengattung *Candelariella* Müller Argoviensis. Mit besonderes Berücksichtigung ihres Auftretens und ihrer Verbreitung in Fennoskandien. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 27, 3.
- Hakulinen, H. 1962. Die Flechtengattung *Umbilicaria* in Ostfennoskandien und angrenzenden Teilen Norwegens. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 32, 6.
- Hakulinen, R. 1962<sup>a</sup>. Über Verbreitung und Auftreten *Cetraria ciliaris* Ach. in Ostfennoskandien. Arch. Soc. Vanamo, 17, 1.
- Hakulinen, R. 1962<sup>b</sup>. Die Flechtengattung *Anaptychia* Körb. in Ostfennoskandien. Arch. Soc. Vanamo, 17, 3.

- Hale, M. E., W. L. Culberson. 1966. A third checklist of the lichens of the continental United States and Canada. The Bryologist, 69, 2.
- Halicz, B., S. Kuziel. 1965. Research on the distribution and ecology of lichens occurring in the Swietokrzyskie Mountains. Bull. Soc. des Sci. Lettr. de Lodz, 16, 9.
- Hasselrot, T. E. 1941. Till kännedom om några nordiska Umbilicariaceers utbredning. Acta Phytogeogr. Suecica, 15.
- Hasselrot, T. E. 1953. Nordliga lavar i Syd- och Mellansverige. Acta Phytogeogr. Suecica, 33.
- Hegi, G. 1906-1928. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.
- Holub, J., V. Jirasék. 1967. Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. Folia Geobot. Phytotax. 1, 2. Praha.
- Hultén, E. 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. Stockholm.
- Kalda, A. 1961. Mõnede saluainimede levikust Eesti NSV-s. ENSV TA Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 53. Tartu.
- Kessel, H. 1961. Balti mere arenemisest Eesti NSV territooriumil holotseenis. Geoloogia Instituudi Uurimused, 7.
- Klement, O. 1952. Cetraria nivalis, die Schneeflechte, ein bemerkenswertes Eiszeitrelikt der Lüneburger Heide.

- Beitr. z. Naturk. Niedersachsens, 5, 4.
- Klement, O. 1955. Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Fedde Repert., Beih., 135.
- Klement, O. 1957. Bestimmungsschlüssel der mitteleuropäischen Cladonien. Wissensch. Zeitschr. d. Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Nat., 6, 6.
- Klement, O. 1960. Die Flechtenvegetation des Naturschutzgebietes Romberg bei Lohr/M. Nachrichten d. Naturw.-Museums d. Stadt Aschaffenburg, 64.
- Klement, O. 1964. Ein flechtensoziologischer Streifzug durch das Fimbertal. Decheniana, 117, 1-2.
- Klement, O. 1965. Flechtenflora und Flechtenvegetation der Pityusen. Nova Hedwigia, 9, 1-4.
- Kotilainen, M. J. 1933. Zur Frage der Verbreitung des atlantischen Florenelementes Fennoskandias. Ann. Bot. Soz. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 4, 1.
- Krause, W., O. Klement. 1962. Flechten und Flechtengesellschaften auf Nord-Euböa (Griechenland). Nova Hedwigia, 4, 1-2.
- Laasimer, L. 1965. Eesti NSV taimkate. Tallinn.
- Lamb, I. M. 1949. La importancia de los líquenes como indicadores fitogeográficos en el hemisfero austral. Lilloa, 20. Tucuman.
- Lampe, W., O. Klement. 1958. Die Flechtenvegetation zwischen Oker und Leine. Zeitschrift d. Museums zu Hildesheim, 12.
- Lanjouw, J., F. A. Stafleu. 1964. Index herbariorum I. The

herbaria of the World. Fifth edition. Regnum Vegetabile, 31.

Lettau, G. 1955. Flechten aus Mitteleuropa X. Cladonia-ceae. Fedde, Repert., 57.

Linkola, K. 1937. Über den Einfluss der menschlichen Haus-haltung auf die Verbreitung gewisser Epiphyten-flechten in Finnland. Sonderabd. aus d. Sitzungs-ber. d. Finnischen Ak. der Wissenschaften, 1937.

Lippmaa, T. 1935. Eesti geobotaanika põhijooni. Acta et Comment. Univ. Tartuensis, A.28, 4.

Lippmaa, T. 1938. Areal- und Altersbestimmung einer Union (Galeobdolon - Asperula - Asarum - U.) sowie das Problem der Charakterarten und der Konstanten. Acta Inst. et Horti Bot. Univ. Tartuensis, 4, 2.

Lippmaa, T. 1940. A contribution to the ecology of the Estonian deciduous forest. Ann. Ac. Sc. Est., 1. Tartu.

Lund, M. 1922. Cetraria cucullata fundet i Danmark. Bot. Tidskr., 37. Kopenhagen.

Lyngby, B. 1916. A monograph of the Norwegian Physciaceae. Vidensk. Skr. I. Mat. Nat. Kl., 8.

Lyngby, B. 1932. Om utbredelsen av endel arktiske laver. Sv. Bot. Tidskr., 26, 3-4.

Lyngby, B. 1935. Physciaceae. Rabenhorsts Krypt.-Fl. Deutschl., Österr. u. Schweiz, 9, 6.

Magnusson, A. H. 1946. Lichens from Lycksele Lappmark and adjacent part of Norway. Ark. f. Bot., 33 A, 1.

- Magnusson, A.H. 1955. A catalogue of the Hawaiian lichens. Ark.  
f. Bot., Ser. 2, 3, 10.
- Magnusson, A.H., A.Zehlbruckner. 1944. Hawaiian lichens. Ark.  
f. Bot., 31. 1-2.
- Massé, L. 1964. Recherches phytosociologiques et écologiques  
sur les lichens des schistes Rouges Cambriens des envi-  
rons de Rennes. Vegetatio, 12, 3-4.
- Meusel, H. 1943. Vergleichende Arealkunde. I-II. Berlin-Zehlen-  
dorf.
- Meusel, H., E.Jäger, E.Weinert. 1965. Vergleichende Chorologie  
der zentraleuropäischen Flora. Text. Jena.
- Migula, W. 1929, 1931. Kryptogamenflora von Deutschland, Deutsch-  
Österreich und der Schweiz, 4, 1, 2. Berlin.
- Minkevičius, A. 1963. Medžiaga Lietuvos TSR kerpiu florai. Liet.  
TSR. Aukštųjų Mokslų Mokslo Darbai, Biol. 3.
- Mitchell, M.E. 1961. L'element eu-oceanique dans la flore liché-  
nique du sud-ouest de l'Irlande. Revistade Biol., 2, 3-4.
- Moora, H. 1955. Eesti rahva ja naaberrahvaste kujunemisest ar-  
heoloogia andmeil. Eesti rahva etnilisest ajaloost. Tal-  
linn.
- Motyka, J. 1964. The North American species of Alecatoria. The  
Bryologist, 67, 1.
- Nannfeldt, J.A., G.E. Du Rietz. 1952. Vilda växter i Norden.  
Mossor, lavar, svampar, alger. Stockholm.
- Nowak, J. 1961. Porosty wyzyny (Jury) Krakowsko-Czestochowiej.  
Mon. Bot., 11, 2.
- Nylander, W. 1857. Enumeration generale de lichens. Mém.

- Soc. Nat. Cherbourg, 5. Cherbourg.
- Nylander, W. 1861. Lichenes Scandinaviae sive Prodromus Lichenogeographiae Scandinaviae. Not. Soc. F. Fl. Fenn., 5. Helsingfors.
- Nylander, W. 1866. Prodromi Lichenographiae Scandinaviae Supplementum. Lichenes Lapponiae orientalis. Not. Soc. F. Fl. Fenn., 8. Helsingfors.
- Orviku, K. 1939. Rõngu interglatsiaal -- esimene interglatsiaalse vanusega organogeensete setete leid Eesti. Eesti Loodus, 7, 1.
- Orviku, K. 1960. Eesti geoloogilisest arengust antropogeenis I, II. Eesti Loodus, 3, 1, 3.
- Poelt, J. 1962. Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. Mitt. Bot. Staatssamml. München, 4.
- Raciborski, M. 1916. Ueber die sog. pontischen Pflanzen der polnischen Flora. Bull. d. l'Acad. Pol. d. Sc. et d. Lett., B, 4.
- Regel, C. 1958. Über litauische Wiesen (Vierte Folge). Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 33, Festschrift Werner Lüdi.
- Reichert, J. 1921. Die Pilzflora Aegyptens. Engler Bot. Jahrb., 51.
- Reimers, H. 1951. Beiträge zur Kenntnis der Bunten Erdflechten-Gesellschaft. Ber. Deutsche Bot. Ges., 56.
- Rikli, M. 1943-1948. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer, I-III. Bern.

- Räsänen, V. 1939. Die Flechtenflora der nördlichen Küstengegend am Laatokka-See. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 12.
- Sandstede, H. 1931. Die Gattung Cladonia. Rabenhorsts Krypt.-Fl. Deutschl., Österr. u. Schweiz, 9, 4/2.
- Sandstede, H. 1932. Die Pflanzenareale. Cladoniaceae I. Pflanzenareale, 3. Reihe, H. 6. Karte 51-60.
- Sandstede, H. 1938. Die Pflanzenareale. Cladoniaceae II. Pflanzenareale, 4. Reihe, H. 7. Karte 61-70.
- Schade, A. 1965. Beiträge zur Kenntnis der Flechtengattung Cladonia Hill ex G. H. Web. mit dem Fundortsverzeichnis der sächsischen Arten B. Chasmariae (Ach.) Flk. Abh. u. Ber. d. Naturkundemus. Görlitz, 40, 8. Leipzig.
- Schade, A. 1966. Über die Artberechtigung der Cladonia subrangiformis Sandst. sowie das Auftreten von Calcium-oxalat-Exkreten bei ihr und einigen anderen Flechten. Nova Hedwigia, 11.
- Schauer, T. 1965. Ozeanische Flechten in Nordalpenraum. Portugaliae Acta Biol. B, 8.
- Schindler, H. 1939. Zur Verbreitung der xerothermen Flechten Caloplaca fulgens (Sw.) A. Z. und Lecanora lentigera (Ach.) Web. in Mitteldeutschland. Hercynia, 1.
- Schindler, H. 1940. Beiträge zur Geographie der Flechten, VI. Die Verbreitung von Lecanora lentigera (Web.) Ach. in Deutschland. Ber. Deutsche Bot. Ges., 58.



- Schindler, H. 1940<sup>a</sup>. Zur Verbreitung der xerothermen Flechten *Caloplaca fulgens* (Sw.) Zahlbr. und *Lecanora lentigera* (Ach.) Web. in Mittelddeutschland. *Heroynia*, 3, 5.
- Schubert, R., O. Klement. 1961. Die Flechtenvegetation des Brocken-Blockmeeres. *Arch. f. Naturschutz u. Landschaftsforschung*, 1, 1.
- Schubert, R., O. Klement. 1966. Beitrag zur Flechtenflora von Nord- und Mittelindien. *Nova Hedwigia*, 9.
- Sernander-Du Rietz, G. 1923. *Parmelia acetabulum* (Neck.) Dub. i Skandinavien. *Sv. Bot. Tidskr.*, 17.
- Sernander-Du Rietz, G. 1926. *Parmelia tiliacea*, en kustlav och marin inlandsrelikt i Skandinavien. *Sv. Bot. Tidskr.*, 20.
- Steffen, H. 1935. Beiträge zur Begriffs-Bildung und Umgrenzung einiger Floraelemente Europas. *Beih. Bot. Centralbl.*, 53.
- Steffen, H. 1937. Das Pontische Floraelement in Ostpreussen. *Schriften Phys.-Oekon. Ges. zu Königsberg*, 69.
- Sterner, R. 1922. The continental element in the flora of South Sweden. Stockholm.
- Stizenberger, E. 1882. *Lichenes helvetici*. *Jahresb. St. Gallischen Naturw. Ges.*, 1880-1881. St. Gallen.
- Sulma, T. 1938. O rozmieszczeniu niektórych oceanicznych i kilku innych porostów w Polsce i Rumunii. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 15. 2.

- Suza, J. 1923. Lichenes Slovakiae (Ad distributionem geographicam adnotationum pars prima). Acta Bot. Bohem., 2. Pragae.
- Suza, J. 1925. Nastín zemepisného rozsirenia lišejníkov<sup>o</sup> Morave vzhľadom k pomerom evropským. Publ. Fac. Sc. Sc. Univ. Masaryk, 55. Brno.
- Suza, J. 1933. Ozeanische Züge in der epiphytischen Flechtenflora der Ostkarpathen (ČSR.), Bzw. Mitteleuropas. Vestník Kral. České Spol. Nauk. Praha.
- Suza, J. 1936. Das arktische Element als Glazialrelikt in der Flechtenflora der alpinen Vegetationsstufe der West-Karpathen (ČSR.) bzw. Mitteleuropa. Vestník Kral. České Spol. Nauk. Praha.
- Suza, J. 1937. Einige wichtige Flechtenarten der Hochmoore im Böhmischem Massiv und in den Westkarpathen. Ein Beitrag zur Analyse des cirkumborealen Florenelementes in Mitteleuropa. Vestník Kral. České Spol. Nauk. Praha.
- Suza, J. 1944. K lichenologickému rázu stredoevropských vresovin, predevším xerothermních obvodů<sup>o</sup>. Vestník Kral. České Spol. Nauk. Praha.
- Suza, J. 1948. Parmelia incurva v lišejníkové flore strední Evropy. Vestník Kral. České Spol. Nauk. Praha.

- Suza, J. 1950. Dalsi prispevky k povaze oceankeho elementu v lišejnikove flore stredni Evropy. (Parmelia Mougeotii a Buellia canescens). Vestnik Kral. Česke Spol. Nauk. Praha.
- Tauber, H. 1960. Copenhagen natural radiocarbon measurements. IV. Corrections to radiocarbon dates made with solid carbon technique. Amer. Journ. Sci., Radioc. Suppl., 2.
- Thomson, P. W. 1924. Zur Frage der regionalen Verbreitung und Entstehung der Gehölzwiesen und Alvartriften in Nord-Estland. Loodusuurijata Seltsi aruanded, 30, 3-4. Tartu.
- Thomson, P. W. 1929. Die regionale Entwicklungsgeschichte der Wälder Estlands. Acta et Comm. Univ. Tartuens. A 17, 2.
- Trass, H. 1957. Eesti NSV lihhenofloora haruldaste ja huvitavate liikide levik I. ENSV TA Loodusuurijata Seltsi Aastaraamat, 50. Tartu.
- Trass, H. 1963. Tundrataim Vormsil. Eesti Loodus, 1963, 2. Tartu.
- Troll, K. 1925. Ozeanische Züge im Pflanzenkleid Mitteleuropas. Freie Wege vergl. Erdkunde. Festgabe Drygalski. München-Berlin.
- Ullrich, J. 1956. Beobachtungen an Cladonien. 2. Zur Artberechtigung von Cladonia subrangiformis Scriba. Ber. Deutsche Bot. Ges., 69.
- Vainio, E. 1887, 1894, 1897. Monographia Cladoniarum Uni-

- versalis. I-III. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 4, 10,  
14. Kuopio.
- Vainio, E., B. Lyngé. 1934. Lichenographia Fennica IV. Lecideales II. Acta Soc. F. Fl. Fenn., 52, 2.
- Vade, A. E. 1965. The genus Caloplaca Th. Fr. in the British Isles. The Lichenologist, 3, 1.
- Walter, H. 1927. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena.
- Walter, H. 1954. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Einführung in die Pflanzengeographie für Studierende der Hochschulen. II. Arealkunde. In: H. Walter, Einführung in die Phytologie, III, 2. Stuttgart.
- Werner, R. G. 1937. Cryptogamie et Phytogéographie. C. R. Ac. Sc., 205.
- Werner, R. G. 1937<sup>a</sup>. Essai d'une synthèse phytogéographique des Cryptogames en montagne marocaine d'après nos connaissances actuelles. Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc., 17.
- Werner, R. G. 1939. Aperçu phytogéographique sur la flore cryptogamique méditerranéenne de l'Afrique du Nord. L'endemisme et les caractères propres au Maroc, à l'Algérie et à la Tunisie. 4<sup>e</sup> Congr. Fed. Soc. Sav. Afr. N., i.
- Werner, R. G. 1941-1942. Prodrome pour une phytogéographie des lichens, I-II. Bull. de la Soc. des Sci. natur. du Maroc, 21, 22.

- Werner, R. G., 1949. Les origines de la flore lichénique de l'Algérie d'après nos connaissances actuelles. Travaux botaniques dédiés à René Maire. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. Mem. Hors-Ser. II.
- Werner, R. G. 1951. Elément bryologique et lichénologique dit "océanique" en Tunisie. Congr. Assoc. Franc. Avenc. Sci., 70.
- Werner, R. G. 1951<sup>a</sup>. Les origines de la flore lichénique de la Tunisie d'après nos connaissances actuelles. Rev. Bryol. Lichén., 20, 1-2.
- Werner, R. G. 1953. Étude de la migration de quelques lichens. Bull. Soc. Sci. Nancy, 14, 3.
- Werner, R. G. 1963. Flora lichénique du Maroc méridional. Rev. Bryol. Lichénol., 32, 1-4.
- Wetmore, C. M. 1960. The lichen genus *Nephroma* in North and Middle America. Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. ser., 1.

#### Рукописи

- Eichwald, K. 1957. Eesti floora analüüs.
- Martin, J. 1963. Andmeid Karaganda oblasti Nura rajooni maapinnasamblike floorast.
- Miške, K. 1940. Materjali Rigas apkartnes kladoniju florai.
- Дазаренко А. С. 1941. История розвитку бриофлоры Радянского Доленого Сходу.
- Окснер А. Н. 1940-42. Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики.
- Трасс Х. Х. 1967. Анализ лихенофлоры Эстонии I-III.

HANS TRASS

THE ELEMENTS AND DEVELOPMENT  
OF THE LICHEN-FLORA  
OF ESTONIA

Summary

The paper presents a survey of the composition, the geographical elements and the post-glacial development of the lichen-flora of Estonia.

Pages 10 to 37 carry a list of the species composition of the Estonian lichen-flora (comprising 677 species by the beginning of the year 1968). After each species has been indicated the number of known localities and the abbreviated notation of the respective species belonging to a certain geographical element and subelement. The abbreviations used:

Ae	-	Euarctic-alpine
Ao	-	Omni-Arctic-alpine
Be	-	Euboreal
Bn	-	Notoboreal
He	-	Euhypo-Arctic-montane
Ho	-	Omni-hypo-Arctic-montane
Hol	-	Holarctic
Ke	-	Euxerocontinental
Ko	-	Omnixerocontinental
Medp	-	Pseudomediterranean
Meds	-	Submediterranean
Me	-	Eumontane
Mo	-	Omnimontane

Ms	-	Submontane
Mul	-	Multiregional
Ne	-	Eunemoral
No	-	Omninemoral
Oh	-	Holarctic suboceanic
Om	-	Multiregional suboceanic

The largest genera of Estonian lichen-flora embrace: Cladonia (64 species), Lecanora (46), Lecidea (46), Parmelia (32), Caloplaca (25), Physcia (24), Usnea (22), Bacidia (21), Calicium (17), Peltigera (15), Aspicillia (14), Collema (14), Ramalina (14), Verrucaria (14), Pertusaria (13), Buellia (12), Opegrapha (12), Rhizocarpon (12), Catillaria (11), Cetraria (11), Acarospora (10), Stereocaulon (10). Among the remaining genera each contains fewer than ten species while 34 genera are represented by only one species. The coefficient of lichens on the territory of Estonia is 0.45.

On the basis of the contemporary distribution areas of the species, their immigration routes and time as well as the ecological relations between the individual species, the following phytogeographical categories of Estonian lichen-flora are distinguished:

(1) elements - determined on the basis of the contemporary distribution of the species, configuration and size of the areas, regularities of zonal and regional distribution as well as centres of abundance;

(2) components - established on the basis of the regularities of the distribution of species within the limits of a given area;

(3) cronants - determined on the basis of the time of immigration of species into a given territory (Holub and Jirásek, 1967);

(4) migrants - ascertained on the basis of the tracks of immigration of species into a given territory;

(5) ecants - established on the basis of the ecological groups of species making up various elements.

The adherence of the species of Estonian lichen-flora to various geographical elements, subelements and varieties of elements is given in Table 1.

Table 1.

Elements, subelements and varieties of elements	Number of species and their % in brackets)	Average number of localities per species	Species with one locality and their % (in brackets)
1	2	3	4
<b>I. <u>Arctic-alpine</u></b>	41(6.1)	4.2	17(41.5)
1. <u>Euarctic-alpine</u>	21		
1) Pan-Holarctic	19		
2) Eurasiatic	2		
2. <u>Omni-Arctic-alpine</u>	20		
<b>II. <u>Hypo-Arctic-montane</u></b>	45(6.7)	9.2	17(37.8)
1. <u>Euhypo-Arctic-montane</u>	37		
1) Circumpolar-montane	33		
2) European	1		
3) Eurasiatic	3		
2. <u>Omni-hypo-Arctic-montane</u>	8		
<b>III. <u>Boreal</u></b>	149(22.0)	10.9	39(26.2)
1. <u>Euboreal</u>	129		
1) European	29		
2) Eurasiatic	11		
3) European-American	28		
4) Panboreal	61		
2. <u>Notoboreal</u>	20		
<b>IV. <u>Nemoral</u></b>	94(13.9)	14.9	30(31.3)
1. <u>Eunemoral</u>	59		
1) European	21		



	1	2	3	4
2) Eurasiatic	5			
3) Europaen-American	18			
4) Pannemoral	15			
2. Omninemoral	35			
V. <u>Mediterranean</u>	11(1.6)	2.7	6(54.5)	
1. Sub-mediterranean	6			
2. Pseudo-mediterranean	5			
1) European-American	2			
2) Eurasiatic-Boreal-American	1			
3) Multiregional	2			
VI. <u>Xerocontinental</u>	19(28)	12.5	5(26.3)	
1. Euxerocontinental	14			
1) European	4			
2) Eurasiatic	5			
3) European-American	1			
4) Eurasiatic-Boreal-American	4			
2. Omnixerocontinental	5			
VII. <u>Montane</u>	46(6.7)	4.3	23(50)	
1. Eumontane	13			
1) European	10			
2) Eurasiatic	1			
3) European-American	22			
2. Submontane	24			
1) European	10			
2) Eurasiatic	2			
3) European-American	9			
4) Eurasiatic-Boreal-American	3			
3. Omnimontane	9			

	1	2	3	4
VIII. <u>Oceanic</u>	33(4.5)	2.5	12(27.5)	
1. Holarctic suboceanic	26			
1) European	12			
2) Eurasiatic	2			
3) European-American	10			
4) Eurasiatic-Boreal-American	2			
2. Multiregional suboceanic	7			
IX. <u>Holarctic</u>	76(11.2)	10.7	19(25)	
1) European	3			
2) Eurasiatic	6			
3) European-American	30			
4) Eurasiatic-Boreal-American	37			
X. <u>Multiregional</u>	122(18.0)	27.4	16(13.1)	
Endemics	1(0.2)			
Species with undetermined type of areas	40(5.8)			

Arctic-alpine species (*Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Fulgensia bracteata*, *Parmelia incurva*, *P. stygia*, *P. omphalodes*, *Cladonia elongata*, *Ochrolechia frigida*, *Umbilicaria cylindrica*, etc.) are distributed chiefly in the Arctic and the Subarctic regions, having their abundance centres there. After the meridional disjunction they appear again in high-mountain subalpine and alpine high-altitude belts. The distribution of Euarctic-alpine species is confined to the Holarctic region whereas the species of the Omni-Arctic-alpine subelement occur also outside this region in high mountains.

Hypo-Arctic-montane species (*Caloplaca stillicidiorum*, *Cladonia alpicola*, *Lecanora cenisia*, *Ochrolechia androgyna*, *Peltigera venosa*, etc.) are distributed chiefly in the Sub-

arctic regions, in the Boreal zone and in the middle conifer belts of high mountains Euhypo-Arctic-montane species are distributed only in the Holarctic, whereas Omnihypo-Arctic-montane species occur also outside the limits of the Southern Hemisphere.

The Boreal element (*Stereocaulon tomentosum*, *Parmelia olivacea*, *P. exsperatula*, *Alectoria implexa*, *Parmeliopsis ambigua*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecanora coilocarpa*, *Cladonia alpestris*, etc.) embraces species which are mainly distributed in the Boreal coniferforest zone of the Holarctic region. Notoboreal species may occur in the Holarctic region as well as outside it where similar conditions obtain.

Nemoral species (*Anaptychia speciosa*, *Calicium albopallidum*, *Candelariella reflexa*, *Coniocybe pallida*, *Parmelia acetabulum*, *P. tiliacea*, *Pertusaria hemisphaerica*, *P. leptospora*, *Phlyctis erythrosora*, etc.) are confined to the deciduous forest zone of the Holarctic region. Species of the omninemoral subelement occur in the Holarctic region, as well as outside it, under the conditions resembling those of the deciduous forest of the Holarctic.

Of the subdivisions of the Mediterranean element only a few species of the Submediterranean and the Pseudomediterranean subelement (*Aspicilia farinosa*, *Caloplaca aurantia*, *C. lallavei*, *Cladonia convulata*, etc.) occur in Estonia.

The Xerocontinental element embraces species occurring in the relatively warm and arid regions of Holarctic (the euxerocontinental element) as well as outside the regions of the Holarctic (*Parmelia pulla*, *Cladonia hungarica*, *Cl. rangiformis*, *Cl. subrangiformis*, *Cl. foliacea*, *Fulgensia fulgens*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera*, *Toninia coeruleonigricans*, etc.).

The Montane element is represented by the species occurring in the forest belts of the high mountains of the Holarctic region and seldom in the regions (*Calicium gracile*, *C. viridireagens*, *Thelotrema lepadinum*, *Umbilicaria cinerascens*, *Menegazzia pertusa*, etc.). In addition, the spe-

cies of the Omnimontane subelement occur in mountains outside the Holarctic.

The Oceanic element in Estonian lichen-flora is represented by species of two subelements, the Holarctic suboceanic and Multiregional suboceanic (*Cladonia tenuis*, *Cl. impeza*, *Verrucaria maura*, *Physcia subobscura*, *Anaptychia melanosticta*, *Ramalina siliquosa*, *Alectoria bicolor*, *Leptogium cyanescens*, *Nephroma lusitanicum*, *Parmelia mougeotii*, *Xanthoria isidioides*, etc.).

Species of the Holarctic element (*Cladonia sylvatica*, *Cl. cenotes*, *Stereocaulon paschale*, *Lecidea glomerulosa*, etc.) are widespread in different climatic-vegetational zones of the whole Holarctic.

The Multiregional element embraces species growing in the Holarctic as well as in other floristic regions and in extremely different zones and macro-ecotopes, thus differing from the Omni-Arctic-alpine, Omni-hypo-Arctic-montane, Omni-nemoral and other species which can also be found outside the Holarctic.

Strictly local endemics are not found in Estonian lichen-flora. The only species occurring in a limited area of Estonia on the western islands and on the islands of Öland and Gotland is *Cetraria alvarensis*.

On the basis of the regularities of distribution on the local territory of Estonia one differentiates the following components the northwestern-western, northwestern, northern, western-island, western, eastern and penetrating components. The lichen-flora of the eastern parts of Estonia is considerably poorer than that of the western islands. The eastern component embraces only 40 species, i. e. 40 species which have spread only in the eastern part of Estonia, whereas the western component comprises over 200 species. The penetrating component, which unites the species that are more or less uniformly distributed all over the territory of Estonia, embraces 220 species.

The approximate time of immigration of species into

Table 2

Ecological Groups Elements	Epilithic Species		Epiphytic Species		Epi- xylic Spe- cies	Epigeic Species			On De- von rocks
	Calca- reous	Sili- ceous	Epi- dend- ric	Epi- bryo- phytic		Calca- reous	Psam- moco- lous	On peat	
Arctic-alpine	4	20	4	3	-	7	3	-	-
Hypo-Arctic-montane	2	17	8	7	5	4	9	2	-
Montane	12	13	12	6	3	1	2	2	2
Boreal	17	30	81	7	42	5	20	10	4
Mediterranean	8	1	-	-	-	1	-	-	-
Xerocontinental	4	3	1	-	-	11	3	-	-
Oceanic	1	20	11	3	1	3	8	5	1
Nemoral	-	10	77	4	29	-	2	-	6
Holarctic	21	20	27	14	14	8	12	4	3
Multiregional	23	28	44	34	54	21	40	18	14
Endemic	-	-	-	-	-	1	-	-	-
	92	262	265	78	148	62	99	41	30
Species with unde- termined type of area	7	10	12	1	6	-	3	-	2
Total	99	272	277	79	154	62	102	41	32

the territory of Estonia has served as a basis for the differentiation of cronants. There are Subarctic, Preboreal, Boreal, Atlantic, Subboreal and Subatlantic cronants.

Among the different elements various migrants, i. e. groups of species that have migrated into a given territory from more or less the same directions, predominate. Thus northern and western migrants predominate among the Arctic-alpine species while eastern migrants predominate among the Boreal species.

Each element is characterized by the occurrence of dominant ecological groups, i. e. ecants. Thus epilithic species predominate among the Arctic-alpine species on siliceous stones, boulders and rocks while epigeic species predominate among the xerocontinental species on calcareous soils (Table 2).

From Table 2 it appears that in Estonia epiphytic species predominate among lichens (277 species); next come epilithic species (272 species, living on siliceous stones, boulders and rocks); then come epixylic species (152 species).

## ПРИЛОЖЕНИЕ

Карты /I-50/ местонахождений некоторых видов лишенофлоры Эстонии. Приведенные виды относятся к следующим компонентам:

I-22 - западно-северо-западный компонент,

23-26 - северо-западный к.,

27-30 - северный к.,

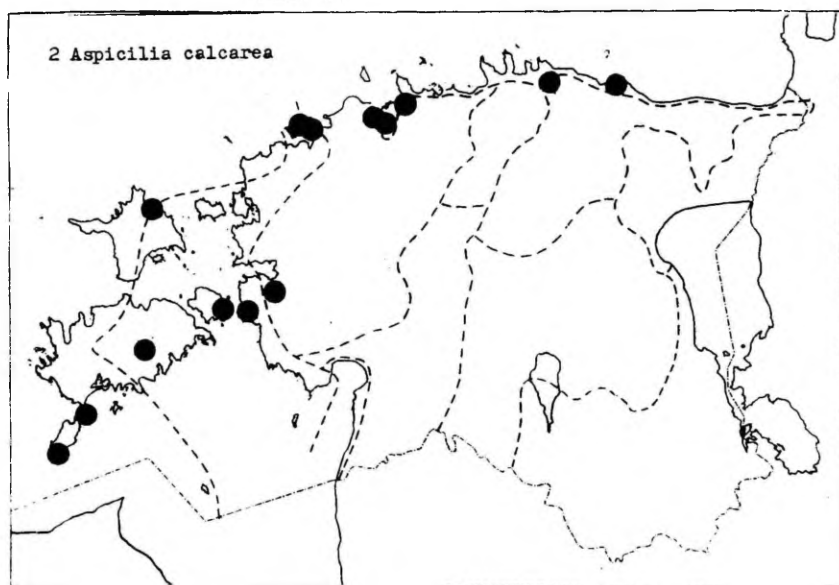
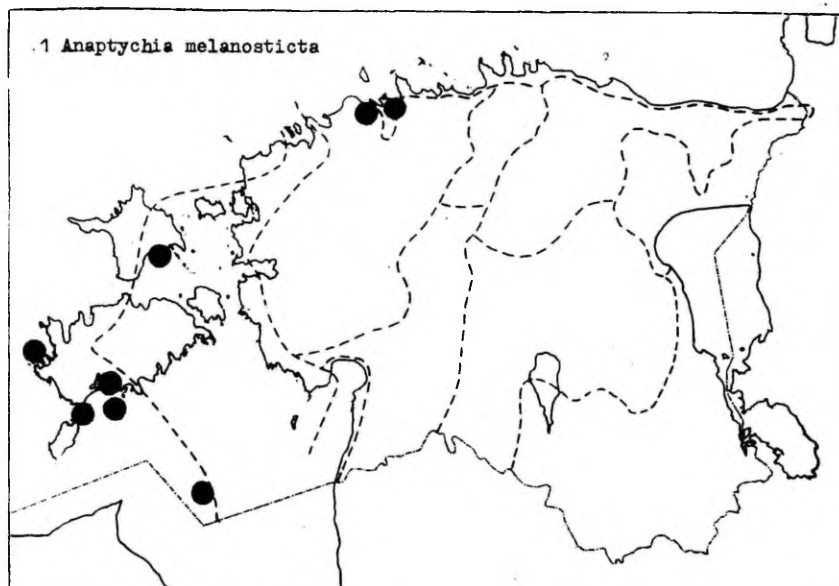
31-32 - западно-островной к.,

33-36 - западный к.,

37-40 - "материковый" к.,

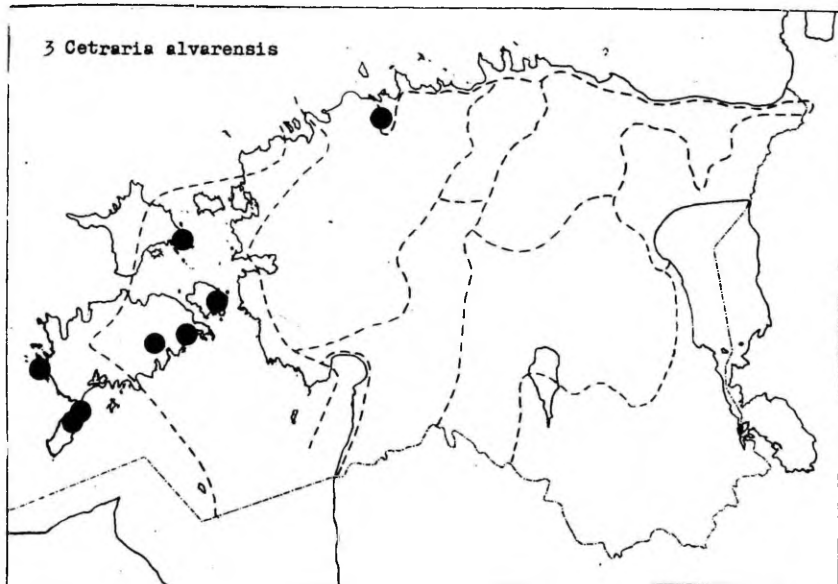
41-48 - восточный к.,

49-50 - "проходящий" к.

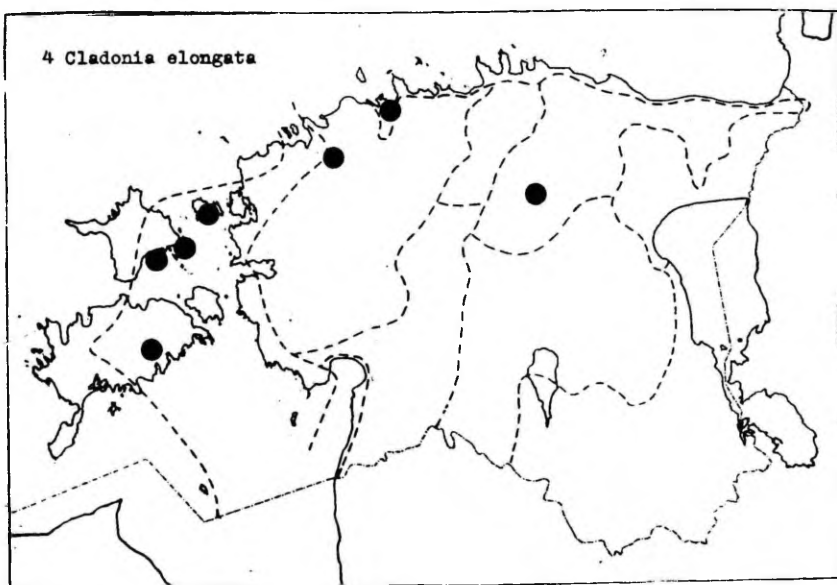




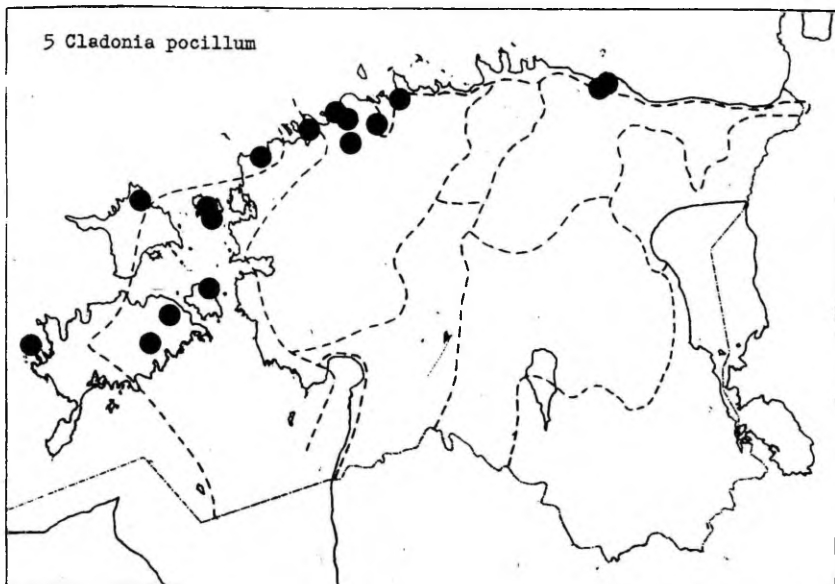
3 *Cetraria alvarensis*



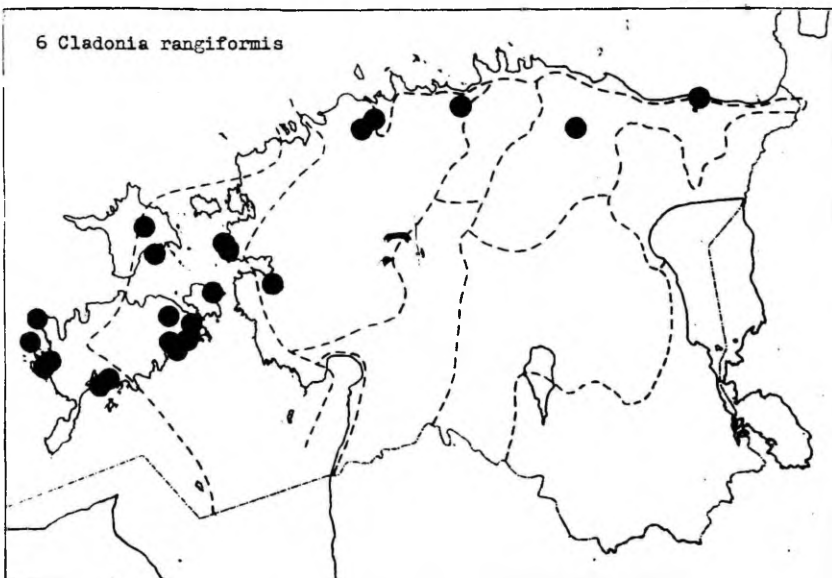
4 *Cladonia elongata*



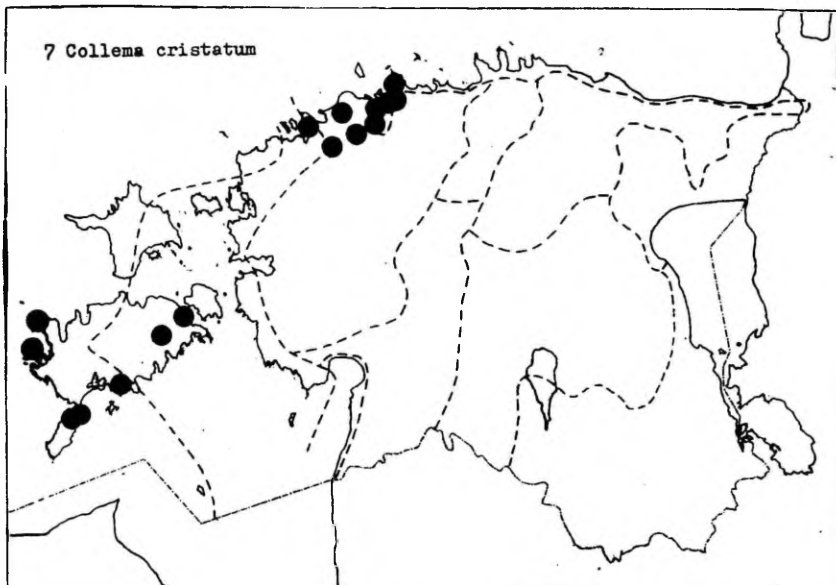
5 *Cladonia pocillum*



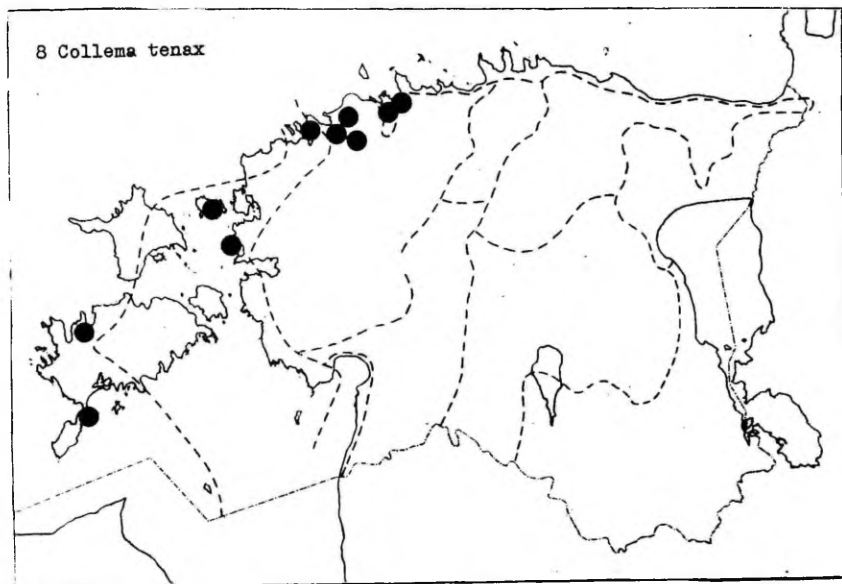
6 *Cladonia rangiformis*



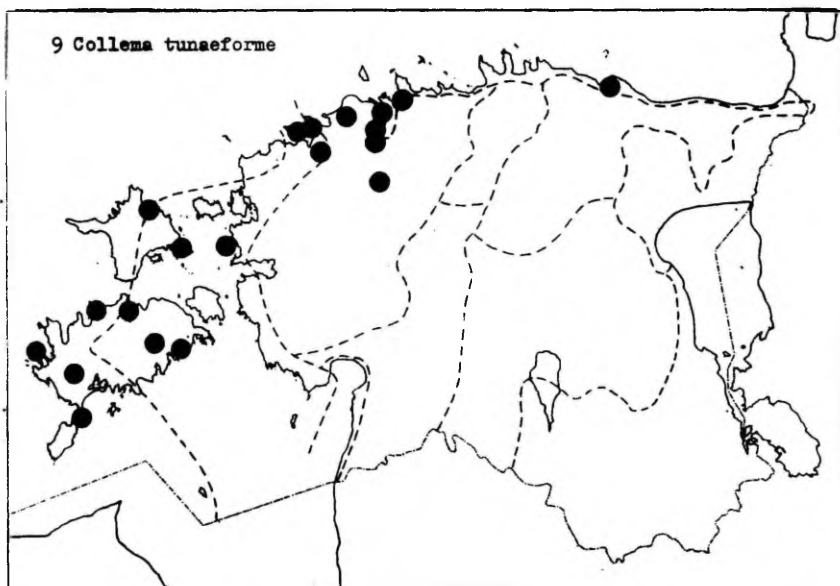
7 *Collema cristatum*



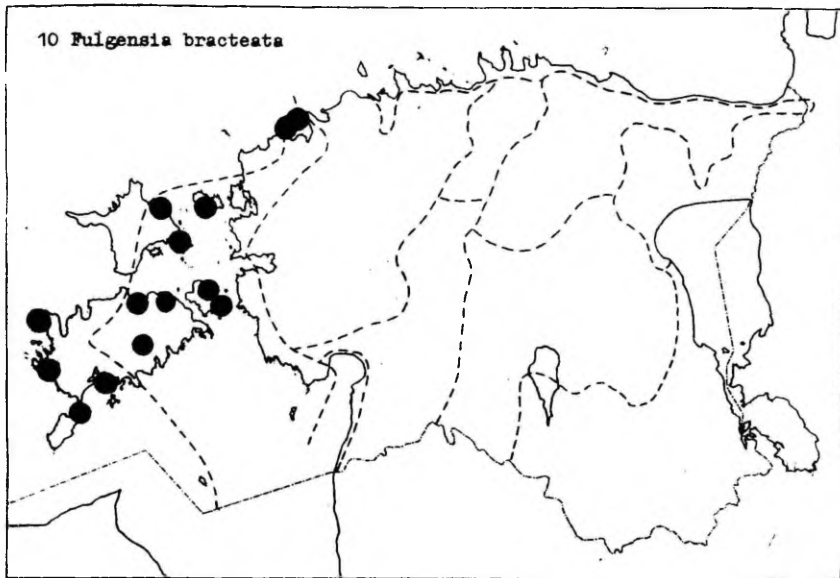
8 *Collema tenax*



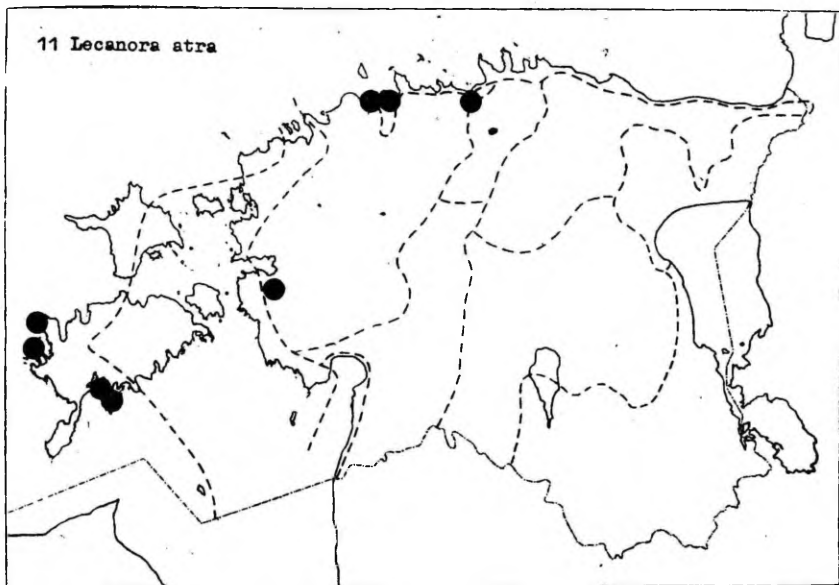
9 *Collema tunaeforme*



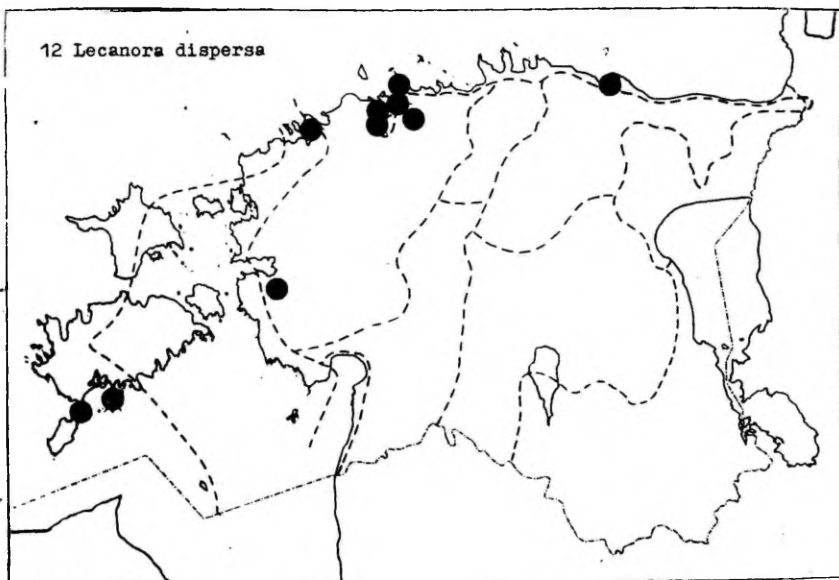
10 *Fulgensia bracteata*



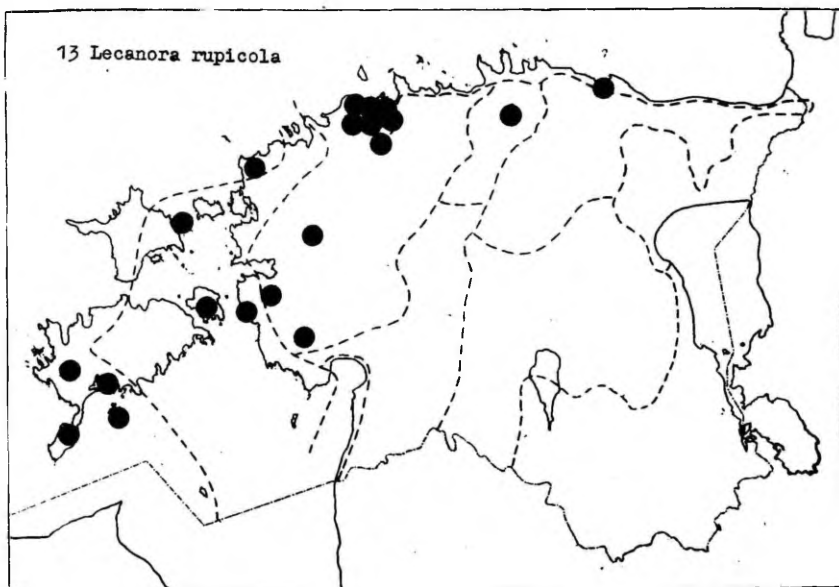
11 *Lecanora atra*



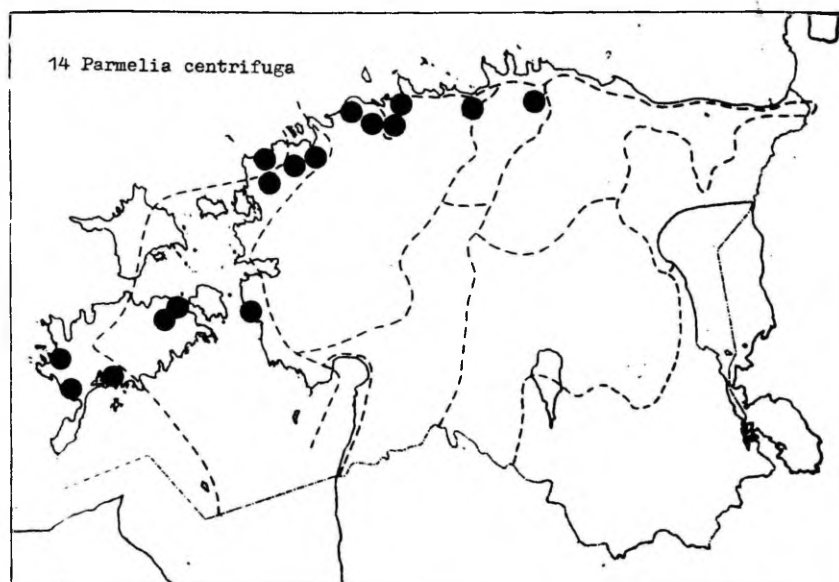
12 *Lecanora dispersa*



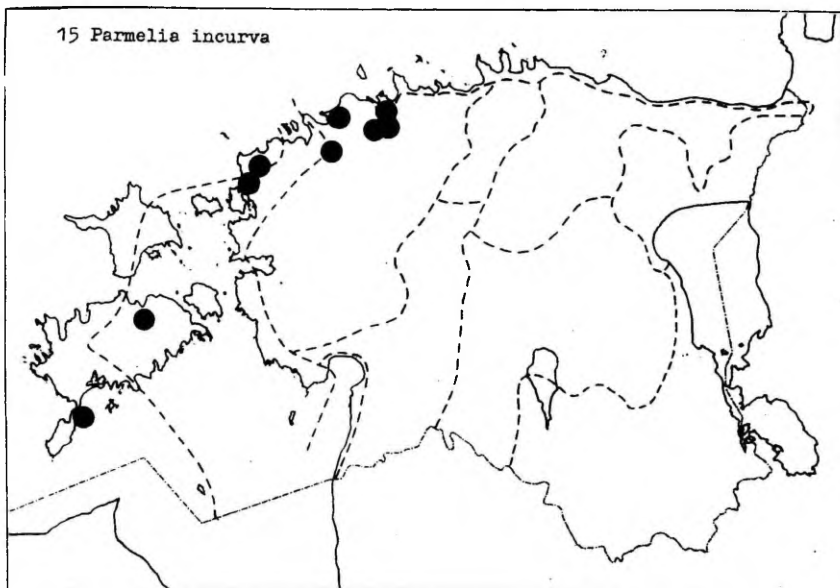
13 *Lecanora rupicola*



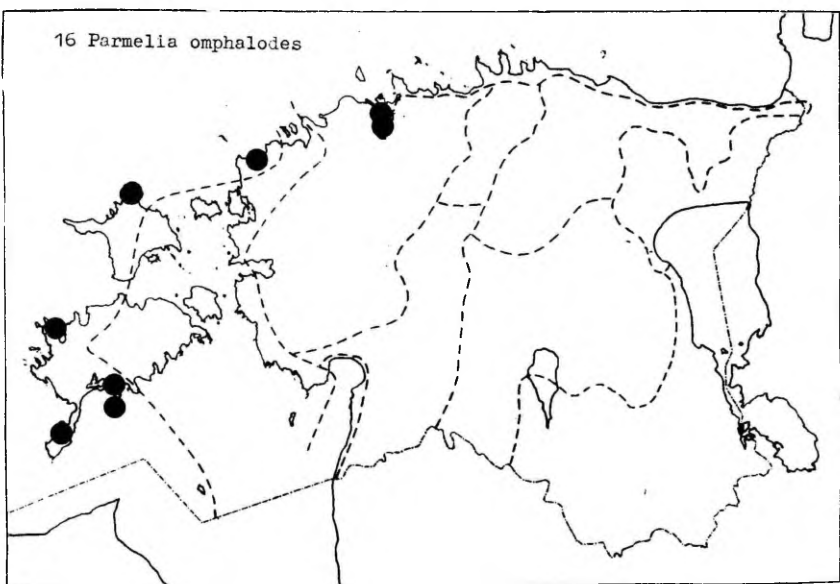
14 *Parmelia centrifuga*



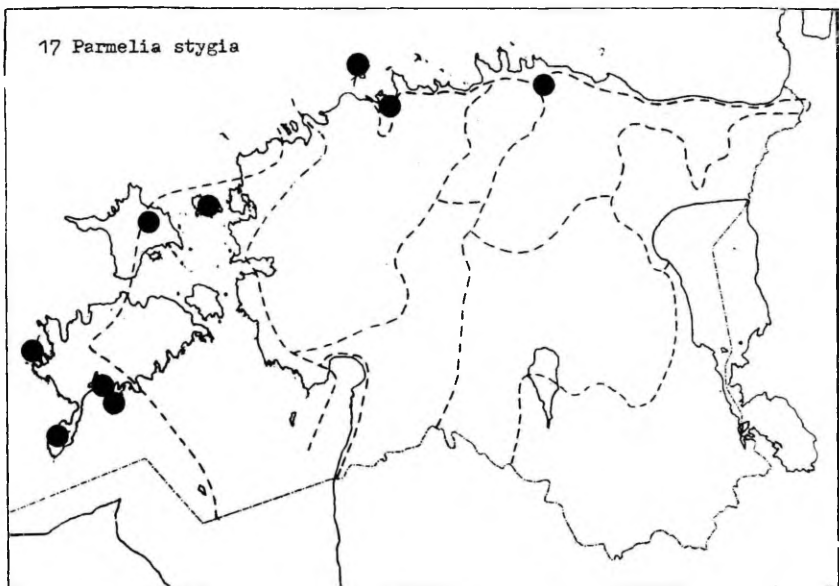
15 *Parmelia incurva*



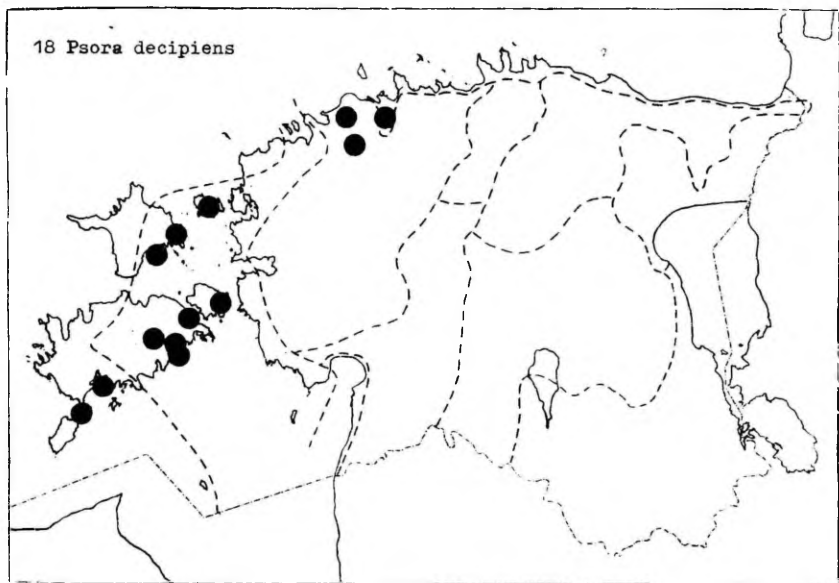
16 *Parmelia omphalodes*



17 *Parmelia stygia*

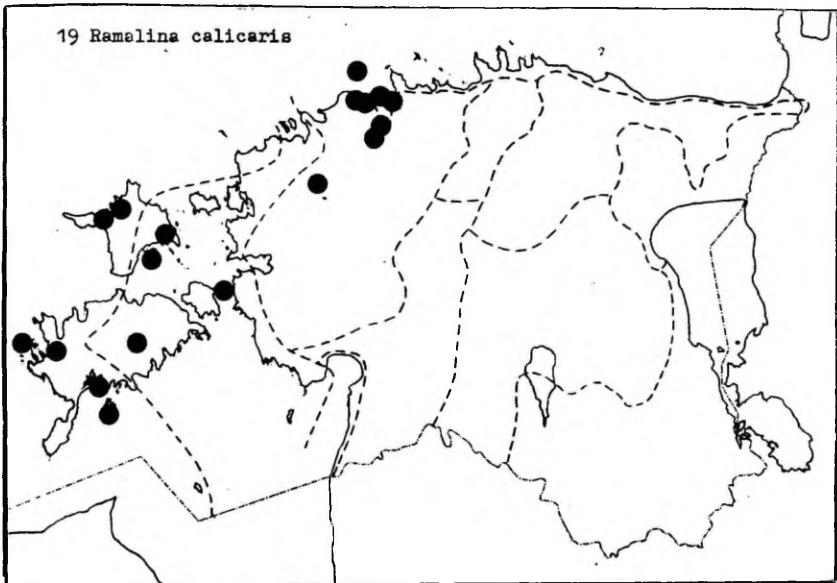


18 *Psora decipiens*

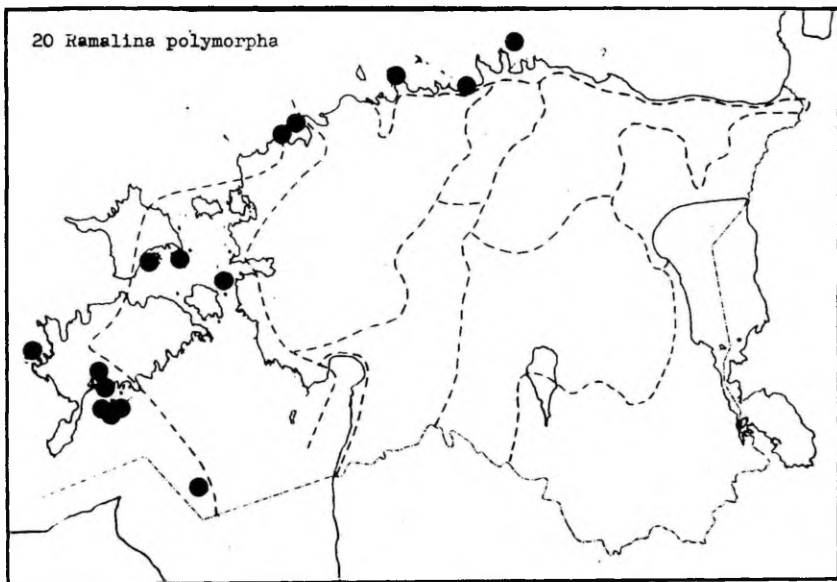




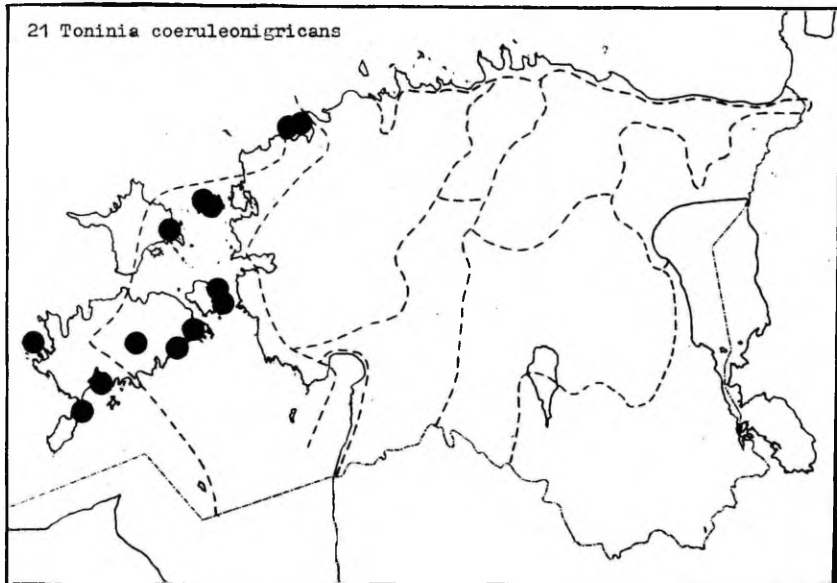
19 *Ramalina calicaris*



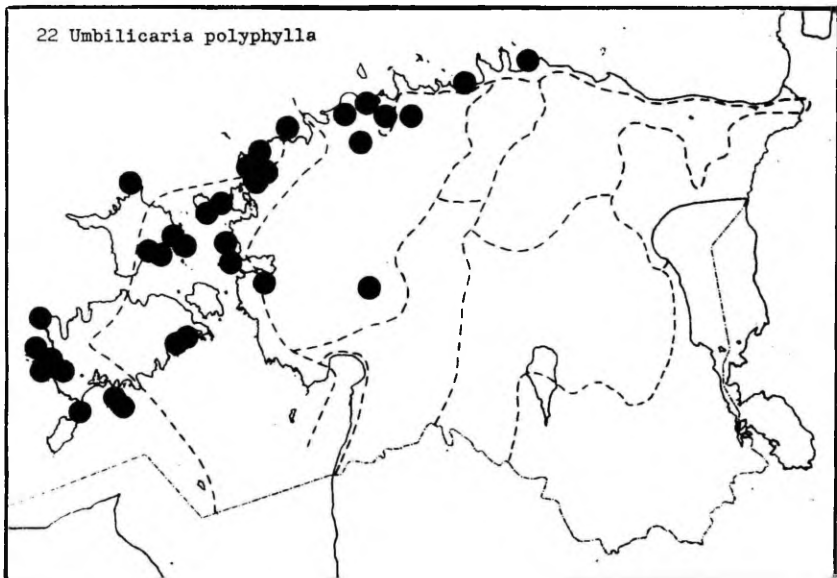
20 *Ramalina polymorpha*



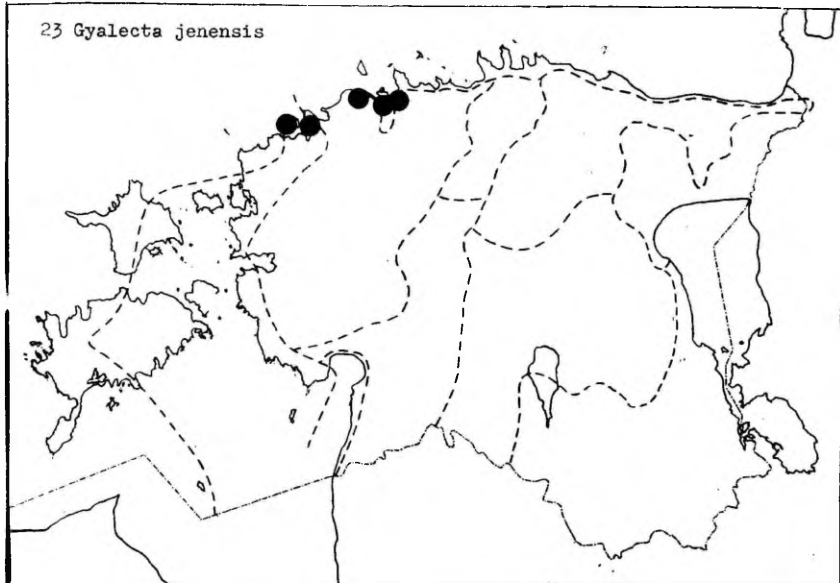
21 *Toninia coeruleonigricans*



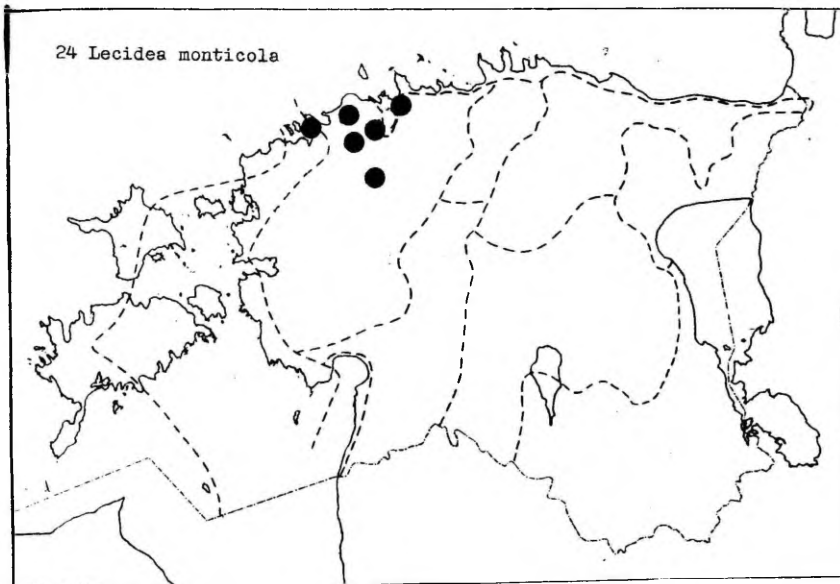
22 *Umbilicaria polyphylla*



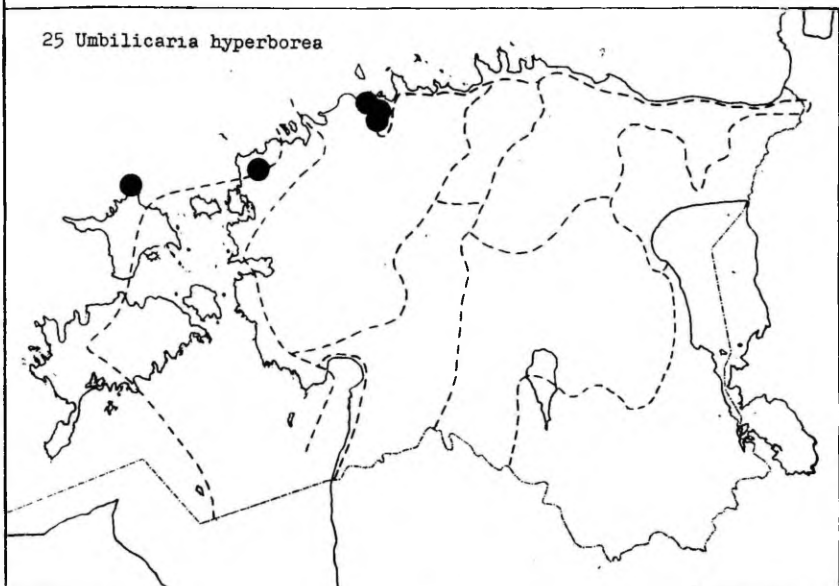
23 *Gyalecta jenensis*



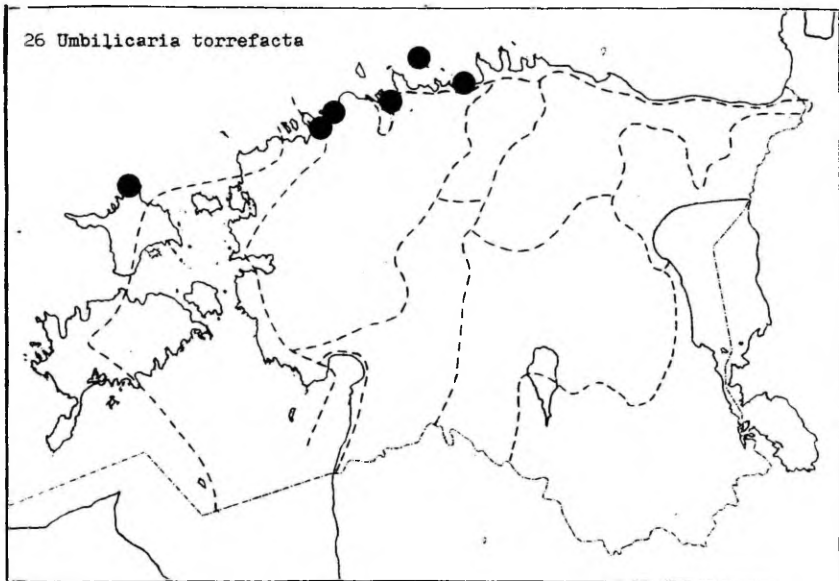
24 *Lecidea monticola*



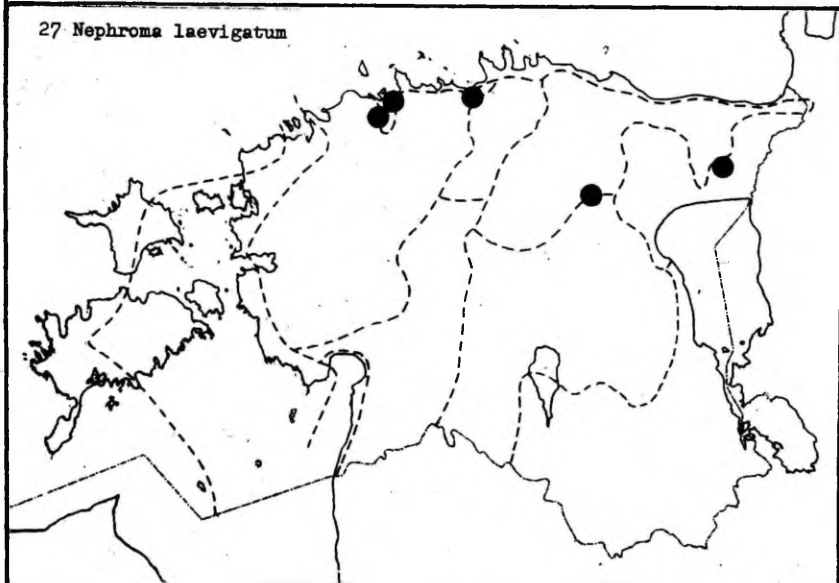
25 *Umbilicaria hyperborea*



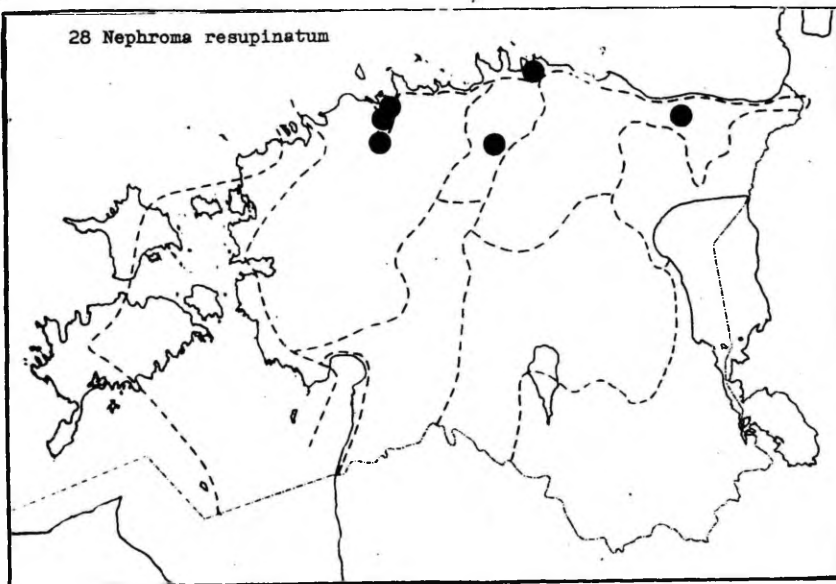
26 *Umbilicaria torrefacta*



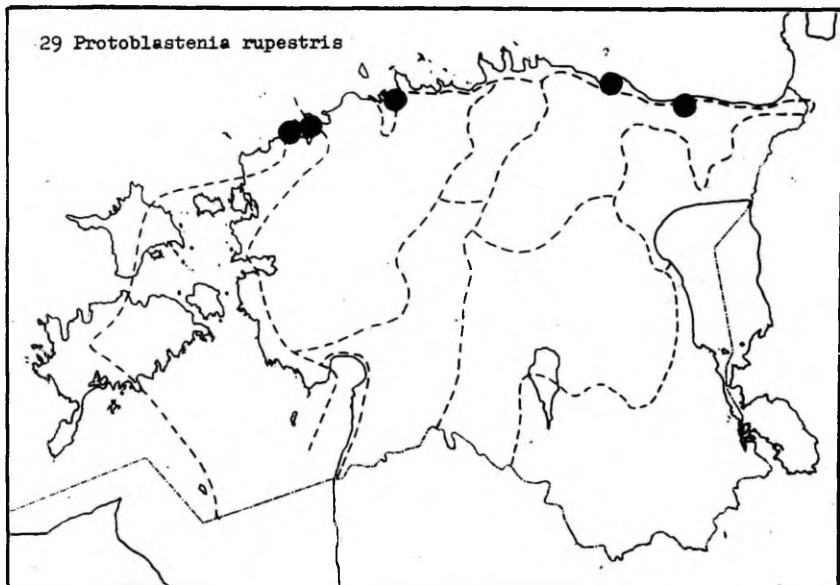
27 *Nephroma laevigatum*



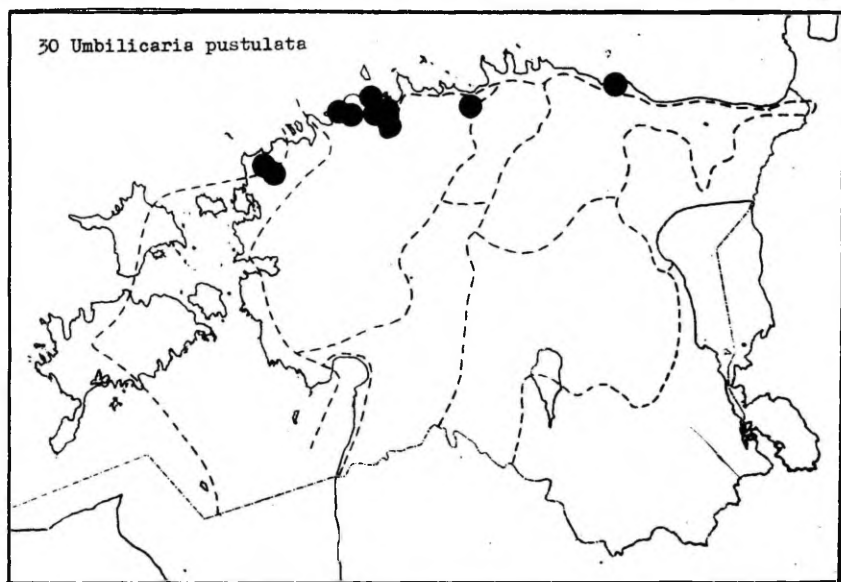
28 *Nephroma resupinatum*



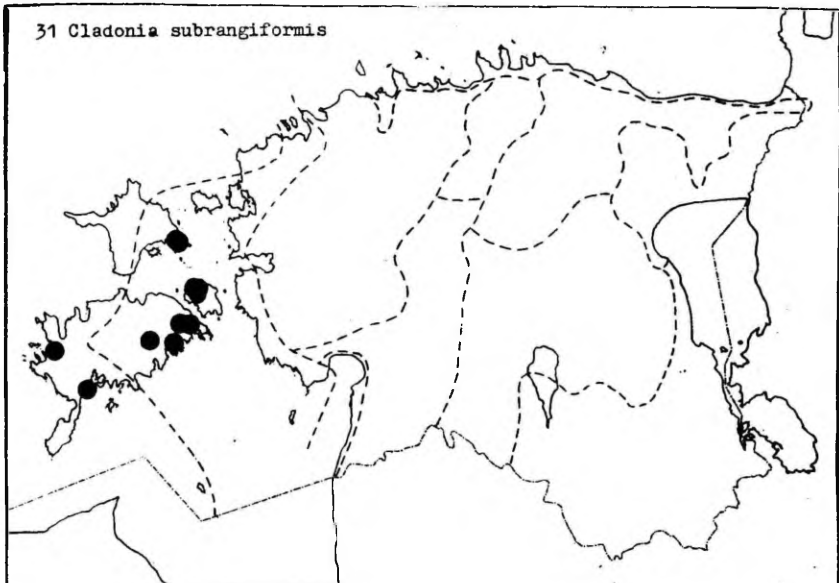
29 *Protoblastenia rupestris*



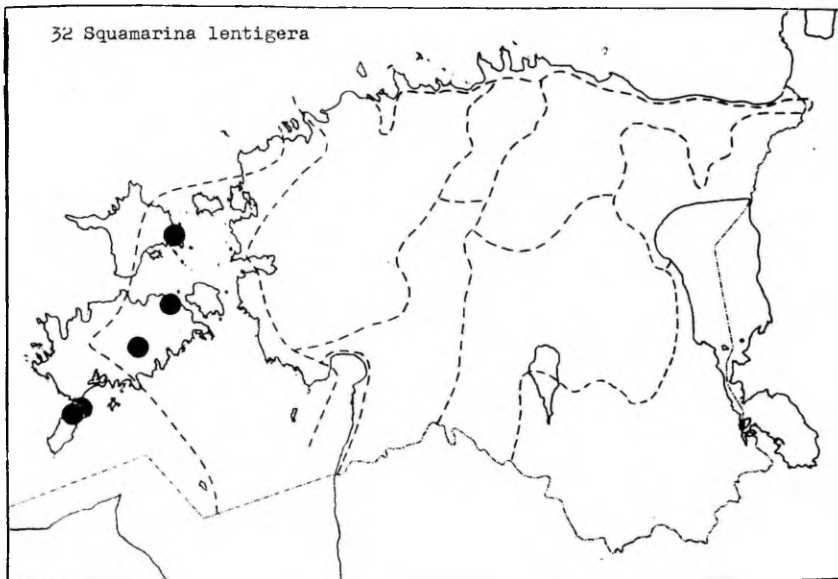
30 *Umbilicaria pustulata*



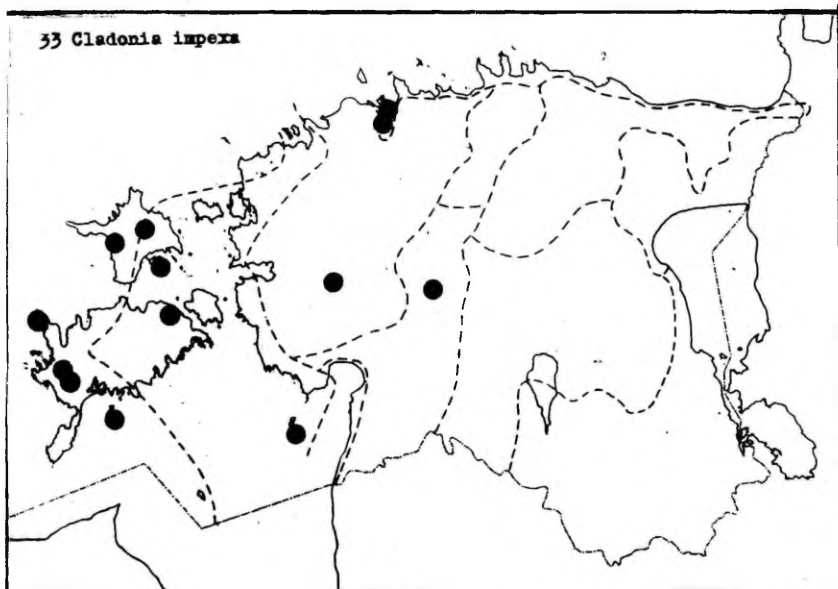
31 *Cladonia subrangiformis*



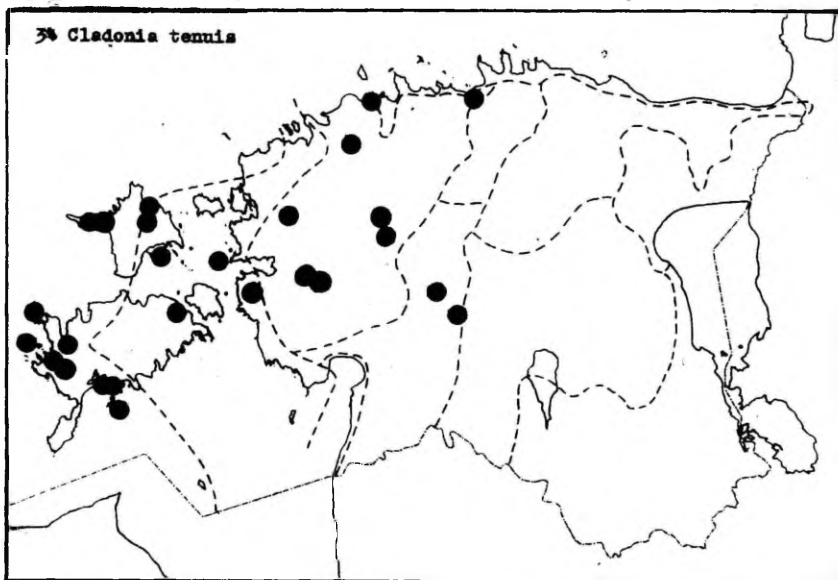
32 *Squamarina lentigera*



33 *Cladonia impexa*

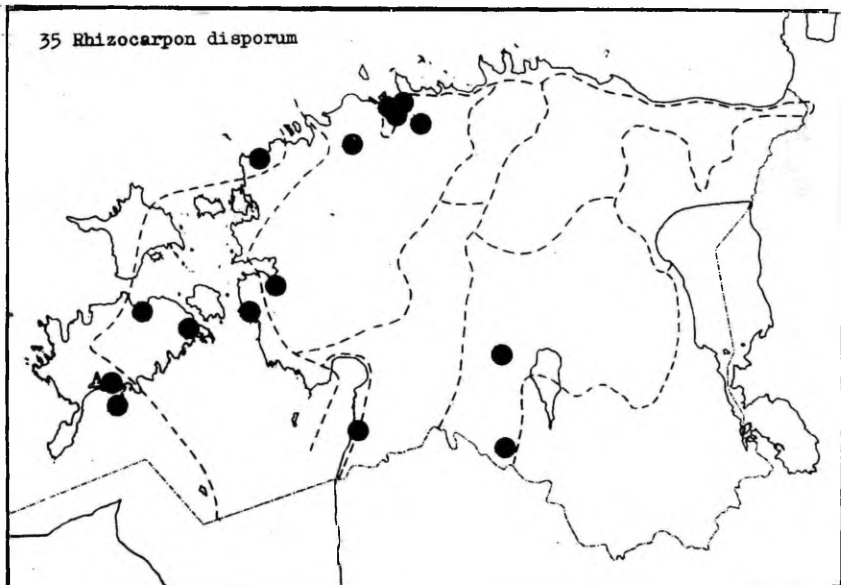


34 *Cladonia tenuis*

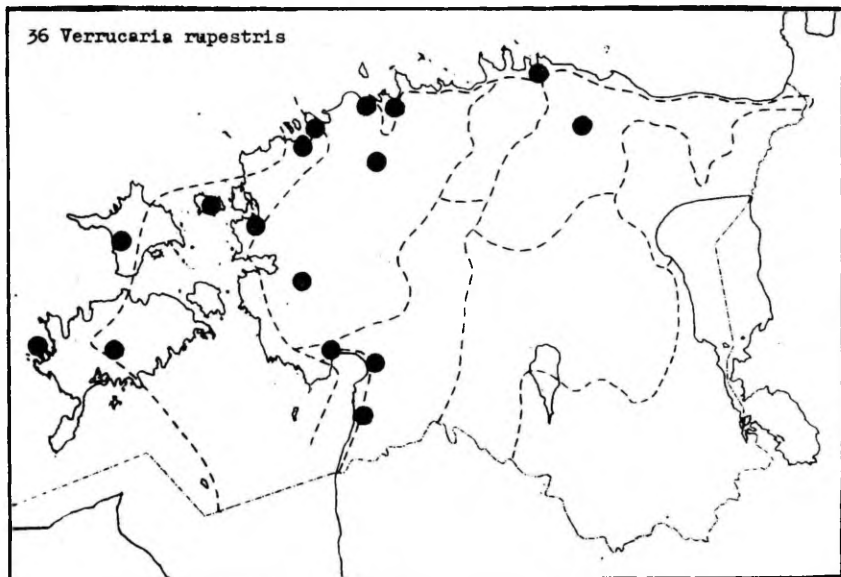




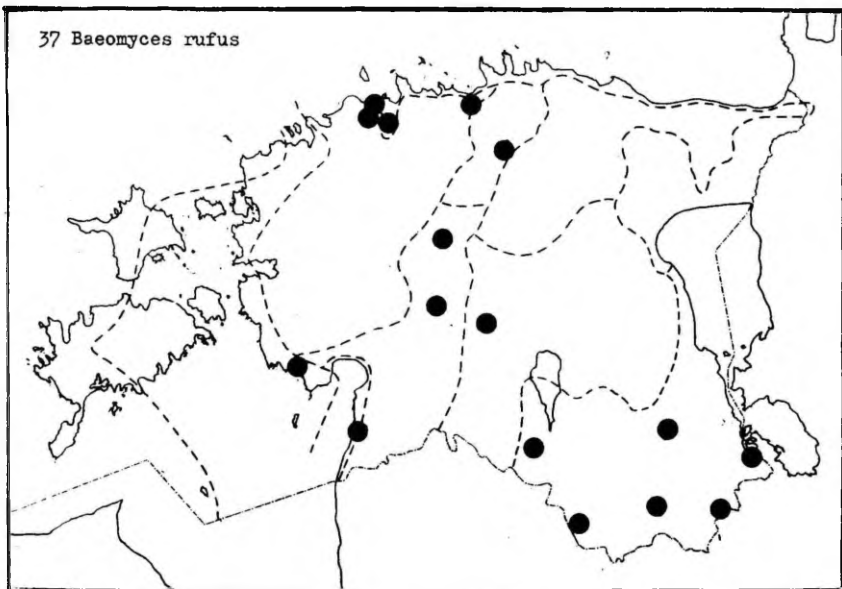
35 *Rhizocarpon disporum*



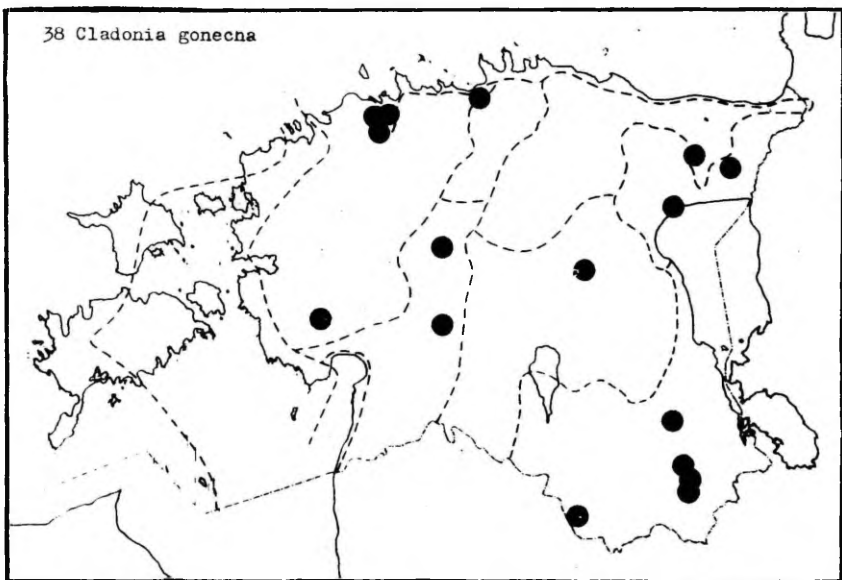
36 *Verrucaria rupestris*



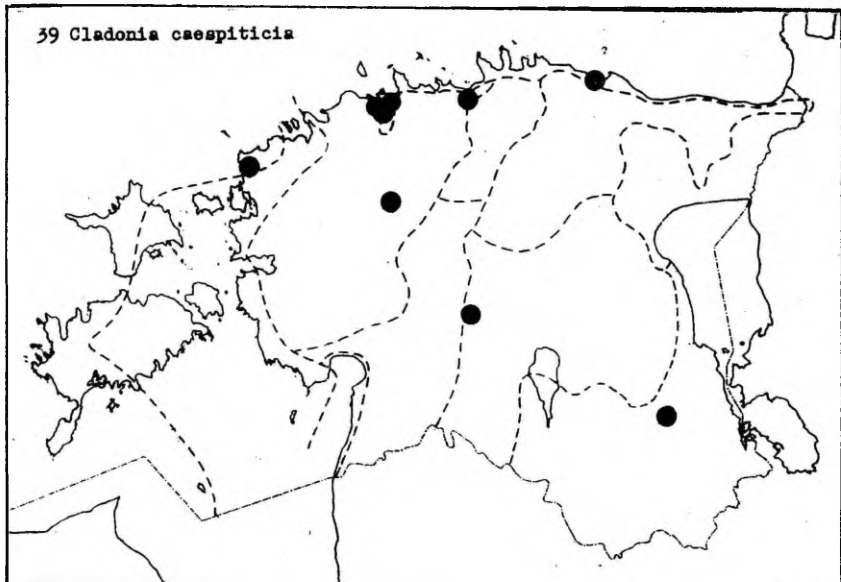
37 *Baeomyces rufus*



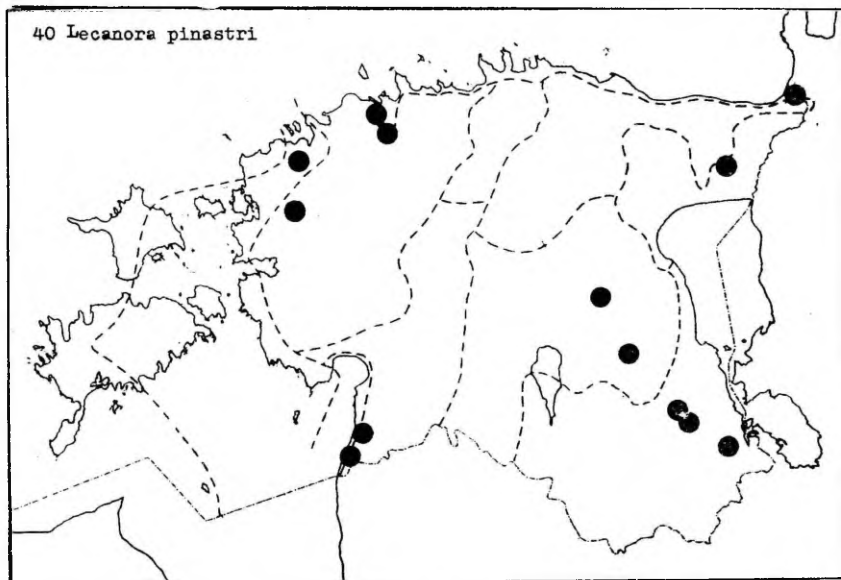
38 *Cladonia gomeana*



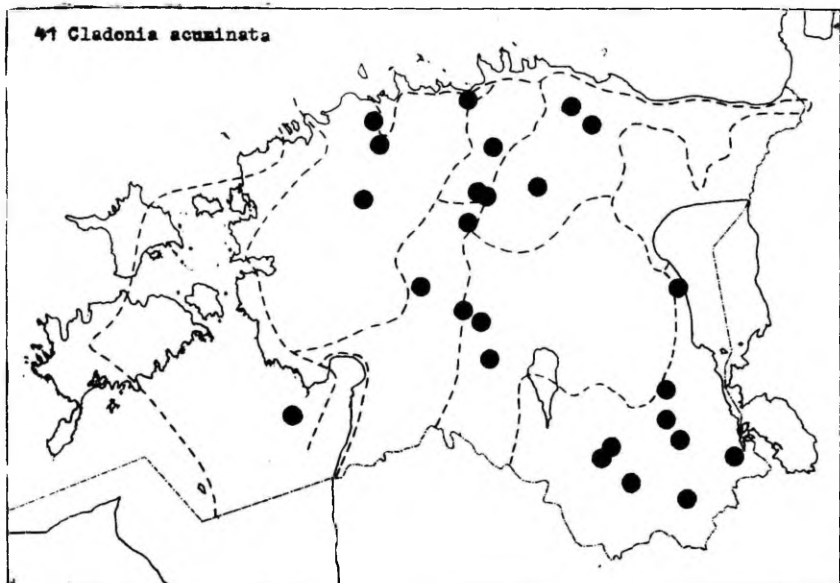
39 *Cladonia caespiticia*



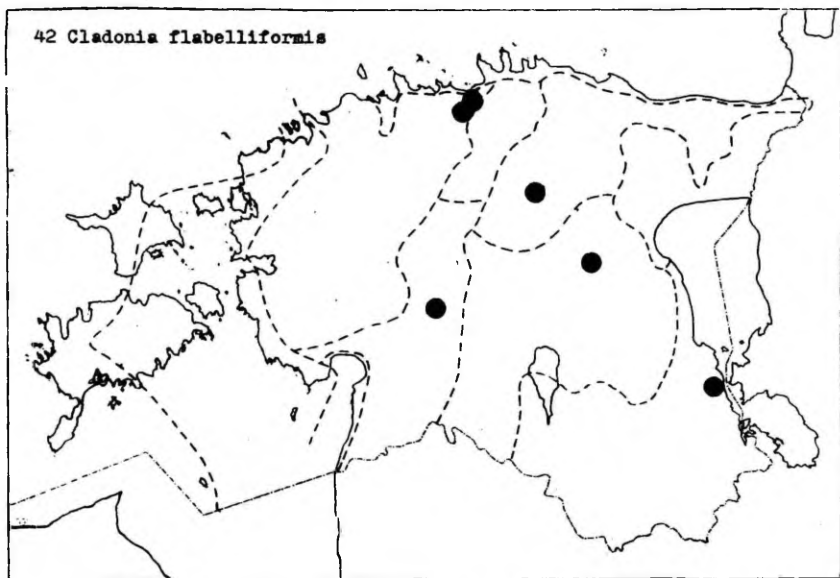
40 *Lecanora pinastri*



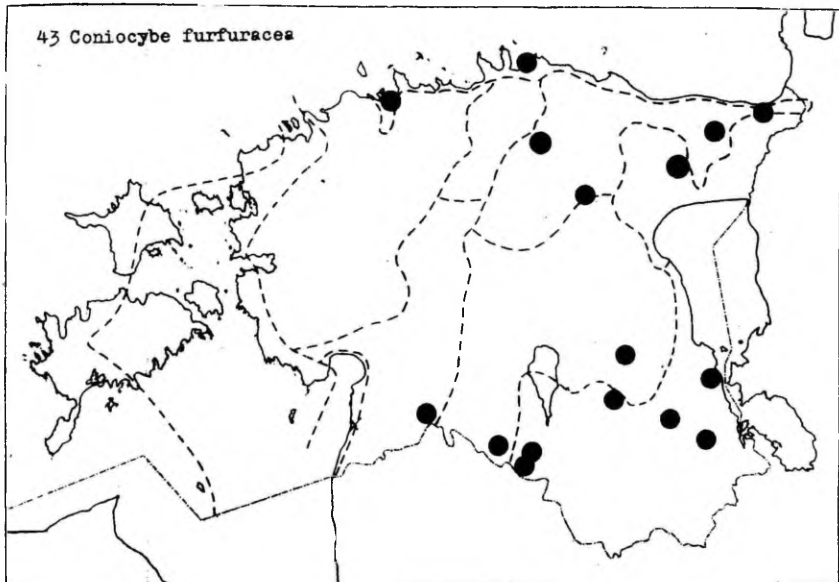
41 *Gladonia acuminata*



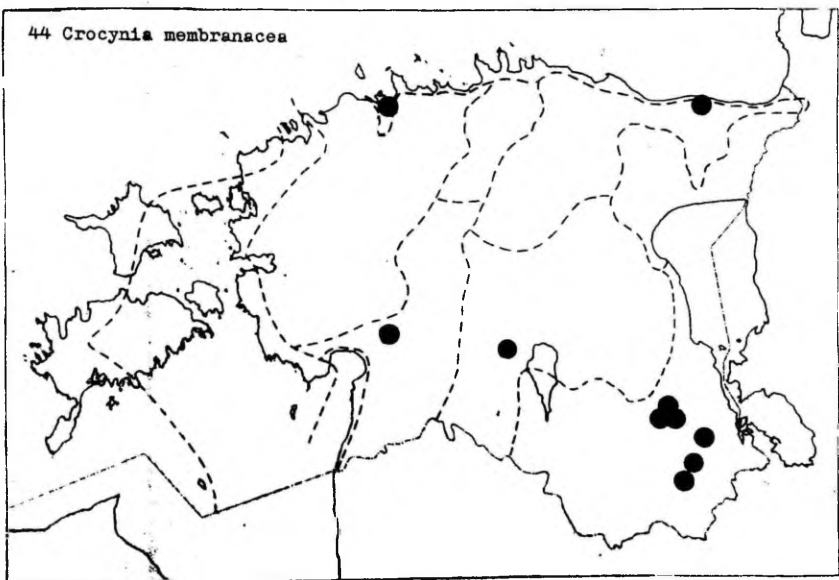
42 *Gladonia flabelliformis*



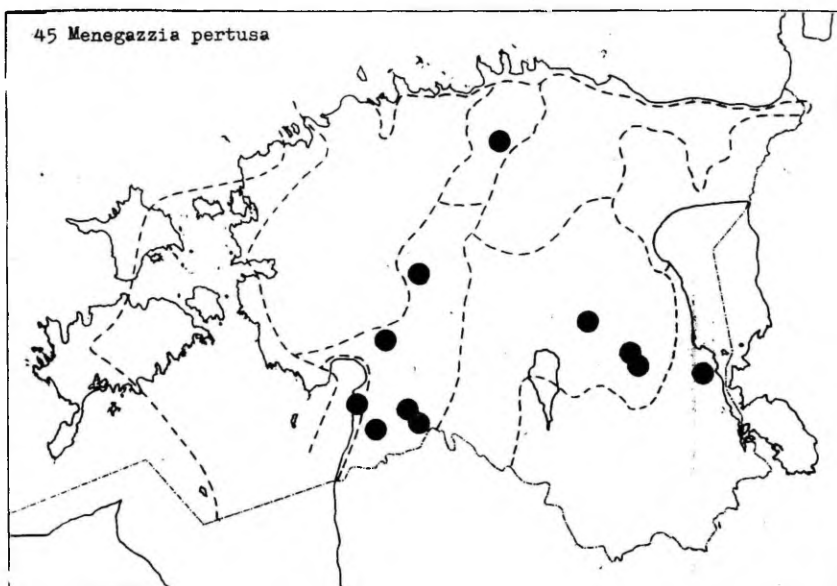
43 *Coniocybe furfuracea*



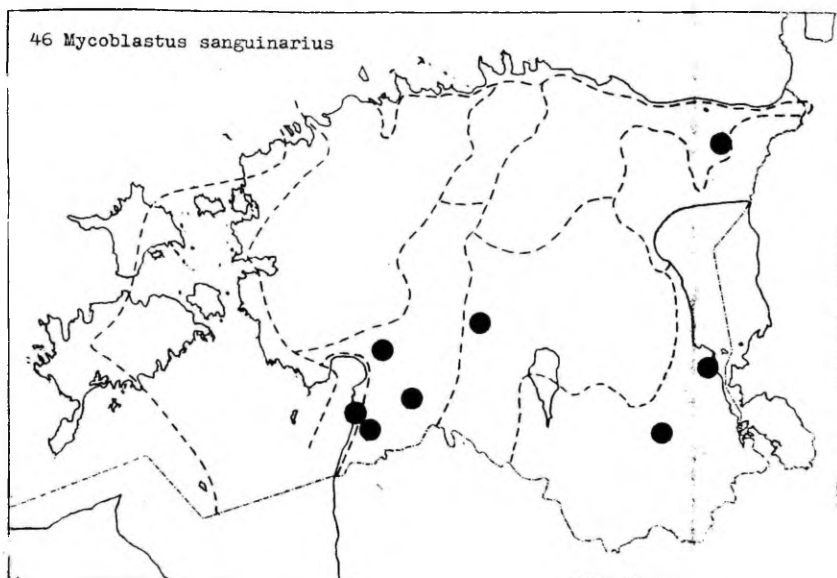
44 *Crocynia membranacea*



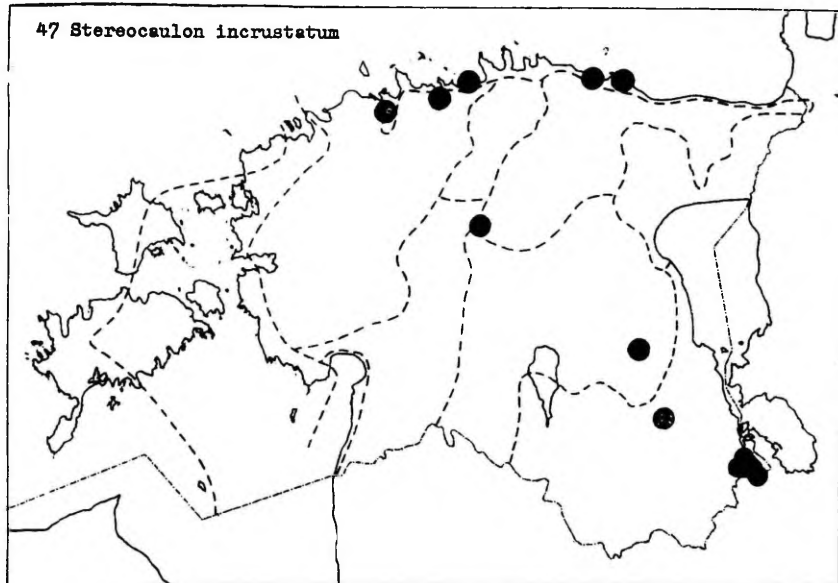
45 *Menegazzia pertusa*



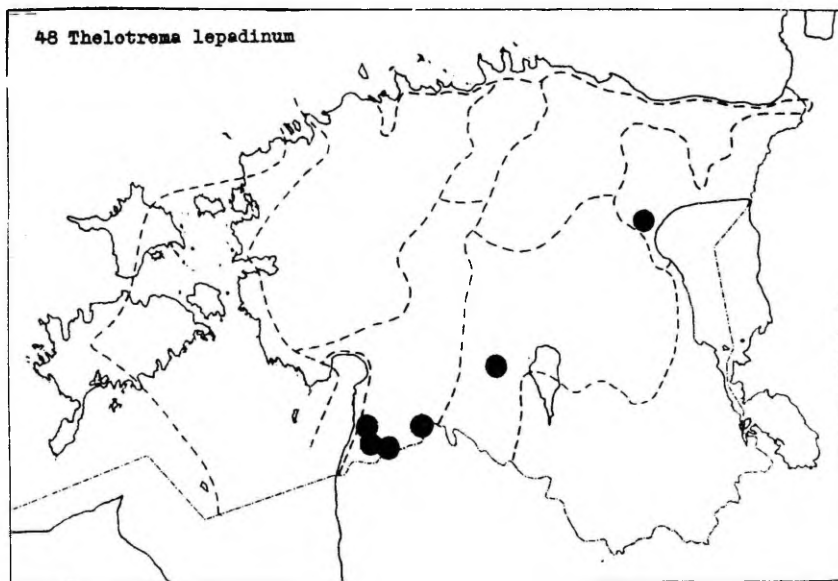
46 *Mycoblastus sanguinarius*



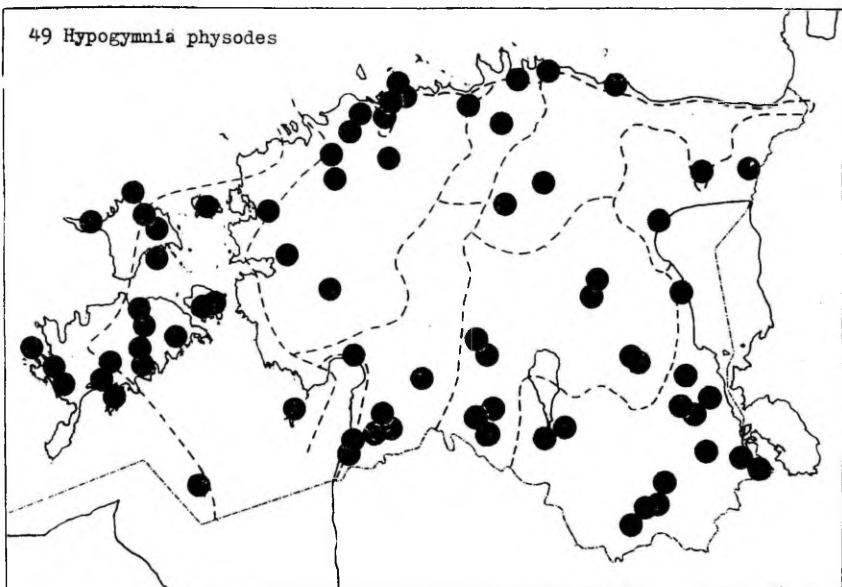
47 *Stereocaulon incrustatum*



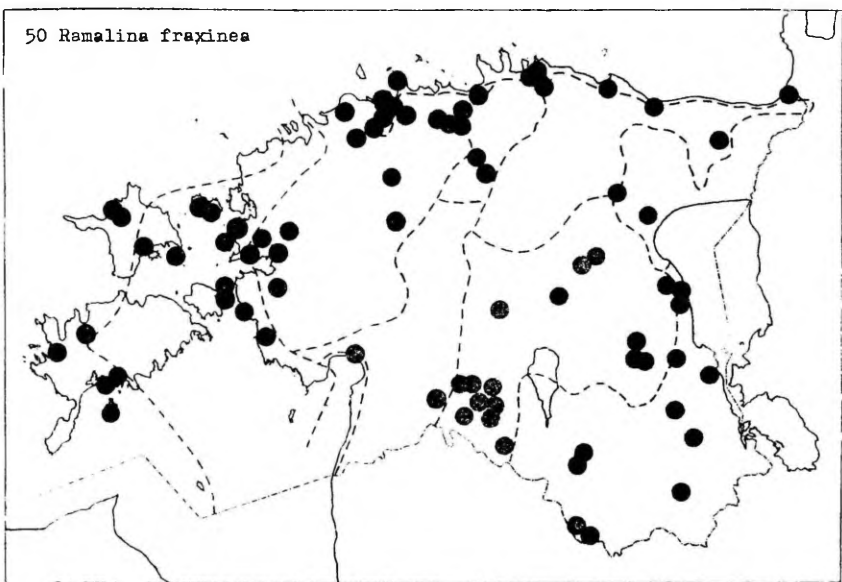
48 *Thelotrema lepadinum*



49 *Hypogymnia physodes*



50 *Ramalina fraxinea*





## СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение .....	5
2. Список видов лишенофлоры Эстонии .....	8
3. Краткий обзор истории лишеногеографии .....	38
4. Некоторые теоретические вопросы фитогеографии, связанные с изучением географии лишайников .....	47
5. Постгляциальное развитие растительного покрова Эс- тонии .....	63
6. Элементы лишенофлоры Эстонии .....	77
Арктоальпийский элемент .....	77
Гипоарктомонтанный элемент .....	97
Бореальный элемент .....	106
Неморальный элемент .....	114
Медитерранский элемент .....	127
Ксероконтинентальный элемент .....	135
Монтанный элемент .....	145
Океанический элемент .....	155
Голарктический элемент .....	174
Мультирегиональный элемент .....	176
Эндемы .....	180
7. Компоненты лишенофлоры Эстонии .....	182
8. Кронанты, мигранты и эканты лишенофлоры Эстонии ..	184
Кронанты .....	184
Мигранты .....	186
Эканты .....	187
9. Сводный обзор элементов и постгляциального разви- тия лишенофлоры Эстонии .....	189

Элементы .....	189
Постгляциальное развитие .....	196
Литература .....	200
Summary: The elements and development of the lichen- flora of Estonia .....	222
Приложение: Карты /I-50/ местонахождений некоторых видов лишенофлоры Эстонии.	

Э.М.НИЛЬСОН

О ХЕМОТАКСОНОМИИ НЕКОТОРЫХ  
ВИДОВ РОДА SETARIA

В последнее время становится всё более очевидным, что общепринятые системы лишайников в некоторых звеньях весьма искусственны. Большие роды часто очень гетерогенны по своему составу и видимо содержат виды не очень близко родственные между собой. Деление родов на подроды, секции и т.д. нередко проводилось на основе таких недостоверных признаков, как форма роста. Вебер (Weber, 1968) показал, что в экстремальных условиях форма роста может варьировать от типично накипной до типично кустистой, что может привести к такому курьёзу, как разделение между разными семействами организмов, являющихся на самом деле представителями одного вида. Искажённые результаты могут также получиться при построении системы по любому произвольно выбранному признаку.

Поэтому при определении объёма таксонов выше вида надо учитывать не один признак, а по возможности комплекс морфологических и анатомических признаков, а также географическое распространение. Как показывают многие работы последнего времени, большую помощь может оказать определение содержания

лишайниковых веществ в пределах изучаемой группы видов. Накоплено немало данных о том, что таксоны выше вида можно характеризовать определенным набором лишайниковых веществ, более или менее однородных по химической структуре ( Krog, 1951; Dahl, 1952; Culberson, 1963; Hale, 1968 и др.). В некоторых случаях состав лишайниковых веществ может оказаться даже решающим признаком при определении объема таксона ( Culberson, Culberson, 1968 ).

Нами было проведено предварительное изучение лишайниковых веществ шести видов из рода *Cetraria* s. str. ( Culberson, Culberson, 1965 ) : *Cetraria alvarensis* ( Wahlenb. ) Vain., *C. juniperina* (L.) Ach., *C. tilesii* Ach., *C. pinastri* ( Scop. ) Gray ( = *C. caperata* (L.) Vain. ), *C. cucullata* (Bell.) Ach. *C. nivalis* (L.) Ach. Все эти виды, кроме *C. alvarensis* имеют широкое распространение в пределах СССР, а последние два вида имеют также хозяйственное значение, являясь кормом для северных оленей.

В монографии рода *Cetraria* СССР К.А. Рассадиной (Рассадиной, 1950) *C. caperata* и *C. juniperina* приведены в секции *Platysma* Koerb., а *C. tilesii* ( *C. alvarensis* приведен как синоним *C. tilesii* ) вместе с *C. cucullata* и *C. nivalis* в секции *Eucetraria* Koerb., хотя автор отмечает, что *C. tilesii* очень близок к *C. juniperina* и *C. caperata* и образует вместе с ними группу видов с желтой сердцевинной. Рассадина также отмечает, что *C. tilesii* является близким видом к *C. nivalis* а ближе всего к последнему, в свою очередь, стоит *C. cucullata*. Таким образом, можно сделать вывод, что все эти шесть видов близки между собой.

В монографии семейства *Parmeliaceae* (Hillmann, 1936) *C. juniperina* и *C. pinastris* выделены вместе с *C. saakesiana* и *C. laureri* в подсекцию *Flavescentes* Hillm. секции *Platysma*. *C. alvarensis* и *C. tilesii* приведены как разновидности *C. juniperina*. *C. cucullata* и *C. nivalis* образуют подсекцию *Flavidae* Hillm. секции *Cetraria*

В группе цетрарий с желтой сердцевинкой всеми лишенологами признается видовая самостоятельность *C. pinastris* и *C. juniperina*. *C. tilesii* приводится как вид (Рассадина, 1950; Räsänen, 1951; Gams, 1967; Krog, 1968), как разновидность *C. juniperina* v. *tilesii* (Hillmann, 1936; Grummann, 1963) или как синоним *C. juniperina* v. *terrestris* (Poelt, 1962; Hakulinen, 1963); *C. alvarensis* редко приводится как самостоятельный вид (Räsänen, 1951), чаще как разновидность *C. juniperina* v. *alvarensis* (Hillmann, 1936; Poelt, 1962; Grummann, 1963) или как синоним *C. tilesii* (Рассадина, 1950; Gams, 1967).

Такое положение *C. alvarensis* и *C. tilesii* указывает на то, что морфологических и анатомических признаков очевидно мало для того, чтобы бесспорно разрешить статус этих видов (таблица I).

В литературе имеются следующие данные о содержании лишайниковых веществ лишайниками изучаемых групп:

*Cetraria pinastris* - усниновая кислота (Zopf, 1907; Dahl, 1952; Клоа, 1952), пинастриновая и вульпининовая кислоты (Zopf, 1907; Dahl, 1952; Asahina, Shibata, 1954; Ness, 1958).

Таблица I

<i>C. pinastri</i>	<i>C. alvarensis</i>	<i>C. juniperina</i>	<i>C. tilesii</i>
Слоевище листоватое, с восходящими лопастями	Слоевище почти кустистое, края лопастей свернуты в трубочку	Слоевище листоватое, с восходящими лопастями	Слоевище листоватое, прямо стоящее в виде кустика.
Пикнидии отсутствуют	Пикнидии часто	Пикнидии всегда, много	Пикнидий мало, иногда отсутствуют.
Апотеции не найдены	Апотеции редко	Апотеции часто	Апотеции редко.
Соредии встречаются обильно	Соредии не встречаются	Соредии отсутствуют	Соредии отсутствуют.
Один гонициальный слой	Один гонициальный слой	Один гонициальный слой	Два гонициальных слоя.

*Cetraria juniperina* - усниновая и pinaстриновая кислоты ( Dahl, 1952).

*v. alvarensis* - усниновая, цетрариаловая, pinaстриновая и вульпиновая кислоты ( Zopf, 1902).

*v. tubulosa* - вульпиновая кислота ( Asahina, Shibata, 1954).

*Cetraria tilesii* - усниновая, рангиформовая и pinaстриновая кислоты ( Krog, 1968).

*Cetraria cucullata* - усниновая ( Dahl, 1952; Рассадина, 1957) и протолихестериновая ( Dahl, 1952) кислоты.

*Cetraria nivalis* - усниновая ( Dahl, 1952; Рассадина, 1957), вульпиновая и pinaстриновая ( Hess, 1958<sup>x</sup>) кислоты.

Для изучения лишайниковых веществ рассматриваемых видов цетрарий был выбран метод бумажной хроматографии. В таблице II приведены значения  $R_f$  лишайниковых веществ, найденные в литературе.

Растворители: 1-п-бутанол - ацетон-вода (5:1:2); 2-п-бутанол этанол - вода (4:1:5); 3-п-бутанол -  $\text{NH}_4$ ; 4-п-бутанол - этилацетат -  $\text{NH}_4$  (2:2:1); 5 - этилацетат -  $\text{NH}_4$ ; 6-п-бутанол - этилацетат -  $\text{NH}_4$  (1:8:1).

Нами была использована бумага для хроматографии и электрофореза Ленинградской бумажной фабрики № 2, марки "С". Для вида *C. cucullata* наилучшие результаты дали системы растворителей, содержащие аммиак: п-бутанол -  $\text{NH}_4$  (3) и п-

<sup>x</sup>) В работе Хесса очевидно неправильно определен вид лишайника.

Таблица II

Вещество	Растворитель	1	2	3	4	5	6	Бумага
	Источник							
Уснинная кислота	Hess, 1958	0,86	0,81					Schl. et Sch. 2043 b Mgl.
	Wachtmeister, 1955		0,85	0,92				Whatman № I
	Gertig, 1961	0,85	0,82	0,82				Whatman № I
	Mitsuno, 1955			0,92				Toyo-Roshi № 50
Бульпинная кислота	Wachtmeister, 1955		0,64	0,92		0,50		Whatman № I
	Mitsuno, 1955			0,92	0,91	0,50	0,80	Toyo-Roshi № 50
Пинастриновая кислота	Wachtmeister, 1955		0,52	0,90		0,40		Whatman № I
	Mitsuno, 1955			0,90	0,88	0,40	0,73	Toyo-Roshi № 50



бутанол - этилацетат -  $\text{NH}_4$  (4). Из-за быстроты пробега предпочтение дали последней системе. Для остальных пяти видов с одинаковым успехом мы использовали системы *n*-бутанол - ацетон - вода (1) и *n*-бутанол - этанол - вода (2).

В представителях группы цетарий с желтой сердцевинкой были обнаружены следующие постоянные вещества: усниновая кислота в коровом слое, вульпиновая и пинастриновая кислоты в сердцевине. Постоянные вещества были идентифицированы путем нанесения свидетелей на хроматограммы рядом с исследуемыми экстрактами лишайников, а также при помощи цветных реакций (усниновая кислота), сравнения полученных  $R_f$  с данными литературы и по цвету пятен в ультрафиолетовом свете.

Кроме того, во всех видах могут встречаться дополнительные неидентифицированные вещества (таблица II).

В видах *C. alvarensis* (собрано в Эстонии), *C. juniperina* (из Эстонии) и *C. pinastri* (из Эстонии и Ленинградской области) из дополнительных веществ встречается только вещество А (рис. 1), в виде *C. tilesii* (собрано на полуострове Таймыр в 1966 г. Х.Трассем и в 1967 г. Т.Пийн) мы нашли дополнительные вещества в следующих комбинациях: А; А и Е; А, Е и G или А, Е, F и G (рис. 1).

В видах с белой сердцевинкой (*C. cucullata*, *C. nivalis*) постоянно встречается только усниновая кислота. Из дополнительных веществ в виде *C. cucullata* могут встречаться А; А и С; А и D ; А, С и D (рис. 2), а в виде *C. nivalis* - А; В; А и В (рис. 3).

Во всех шести видах, поскольку можно решить по размерам пятен на хроматограммах, количество постоянных веществ

Таблица III

	Вещество	$R_f$				Форма пятна	Цвет в УФ
		1	2	3	4		
Постоянные ве- щества	Усنيновая к-а	0,92	0,92	0,90	0,94	+ круглая	поглощает УФ (тёмнофиолето- вый)
	Вульпиновая к-а	0,73	0,71	0,83	0,83	овальная	лимонный
	Пинастриновая к-а	0,61	0,59	0,71	0,66	овальная, с "хвостом"	оранжевый
Дополнительные идентифи- цированные вещества	A (во всех видах)	0,09	0,07	на старте		∪ - образная	голубой
	B (C. nivalis)	0,30	0,26	0,18		∪ - образная	"
	C } (C. cucullata)				0,07	+ круглая	"
					0,23	овальная	"
	E }	0,18	0,16			овальная	"
	F } (C. tilesii)	0,28	0,25		0,09	+ круглая	фиолетовый
	G }	0,48	0,44		0,29	+ круглая	голубой

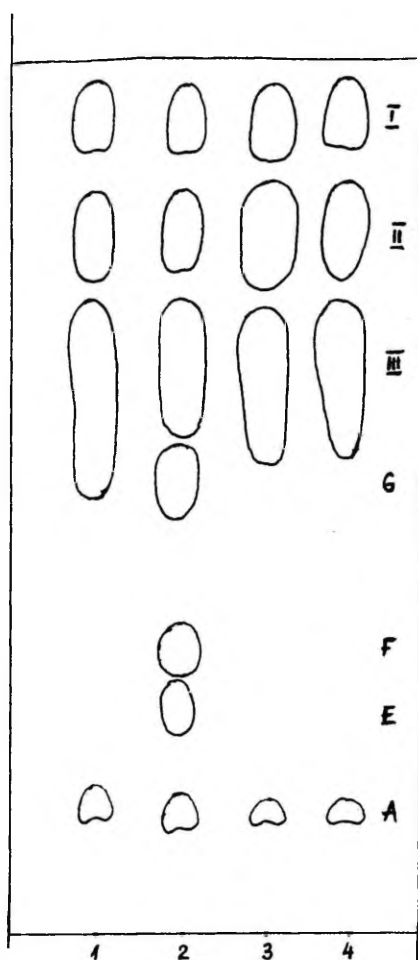


Рис. 1. Хроматограмма цетрарий с желтой сердцевинкой в системе  $n$ -бутанол-ацетон-вода (5:1:2). 1 - *C. pinastri*; 2 - *C. tilezii*; 3 - *C. juniperina*; 4 - *C. alvarensis*. I - усниновая кислота, II - вульпиновая кислота, III - пинастриновая кислота, A, E, F, G - дополнительные неидентифицированные вещества.

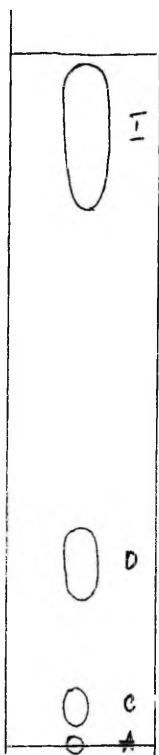


Рис. 2. Хроматограмма  
*C. cucullata* в  
системе  $n$ -бутанол-  
этилацетат- $\text{NH}_4$  (2:2:1)

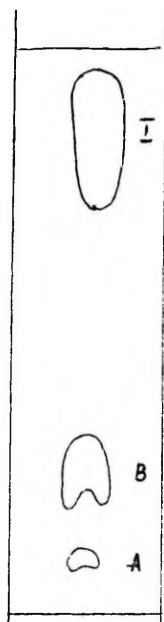


Рис. 3. Хроматограмма  
*C. nivalis* в систе-  
ме  $n$ -бутанол-этанол-  
вода (4:1:5)

I - усниновая кислота; A, B, C, D - неидентифициро-  
ванные дополнительные вещества

варьирует мало, значительно больше варьирует количество дополнительных веществ (от следов до интенсивно флуоресцирующих пятен). Количество усниновой кислоты очевидно выше в видах с белой сердцевинной. В случаях, когда дополнительные вещества не были обнаружены, возможно, что они присутствуют в малых количествах, ниже границы чувствительности использованного метода. Так как обнаруженное присутствие или отсутствие дополнительных веществ не имело связи с морфологическими признаками в пределах вида или с субстратом, мы не стали углубляться в этот вопрос.

Таким образом, из постоянных веществ общим для групп цетрарий с желтой и белой сердцевинной является только усниновая кислота, которая, как и атранорин, имеет очень широкое распространение во всевозможных группах макролишайников и признаку присутствия этого вещества очевидно нельзя придавать большого таксономического значения (Culberson, Culberson, 1968).

В то же время, только группа цетрарий с желтой сердцевинной обладает способностью синтезировать вульпиновую и пинастриновую кислоты. Эти яркожелтые вещества принадлежат к группе дериватов пульвиновой кислоты (Awahina, Shibata, 1954). Строение, а также пути биосинтеза (Mosbach, 1964) этих веществ отличаются от строения и биосинтеза большинства лишайниковых веществ, являющихся депсидами и депсидонами. Они имеют довольно ограниченное распространение в лишайниках. Кроме лишайников изучаемой группы вульпиновую кислоту содержат виды из порядка Caliciales и вид *Letharia vulpina* (L.) Vain., а пинастриновую кислоту - некоторые виды из

рода *Leptraria* (Asahina, Shibata, 1954; Bendz et al., 1965; Grover, Seshadri, 1959).

Вышеизложенное дает основу сказать, что виды *Cetraria alvarensis*, *C. juniperina*, *C. tilesii* и *C. pinastri* образуют естественную группу близко связанных между собой видов и виды этой группы не должны быть разделены под разные секции рода *Cetraria* как это сделано в монографии цетрарий СССР (Рассади́на, 1950). Более правильным кажется положение этих видов в монографии *Parmeliaceae* (Hillmann, 1936). Можно предполагать, что виды *C. nivalis* и *C. succulata* не имеют близкого родства с группой цетрарий с желтой сердцевинкой.

Изученный материал с точки зрения состава лишайниковых веществ не дает твердого основания высказаться в пользу статуса *C. alvarensis* как вида или как разновидности. Все же, если *C. alvarensis* не признавать самостоятельным видом, более правильно привести его как синоним или разновидность *C. juniperina* но не *C. tilesii*. В пользу этого говорит также географическое распространение данных видов. *C. tilesii* очевидно можно считать самостоятельным видом.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Рассади́на К.А., 1950. Цетрария (*Cetraria*) СССР. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. П (Споровые растения), 5.
- Рассади́на К.А., 1957. О сырье для препарата биннан (натриевая соль усниновой кислоты). В кн.: Новый антибиотик биннан или натриевая соль усниновой кислоты. М.-Л.

- Asahina, Y., S.Shibata, 1954. Chemistry of lichen substances. Tokyo.
- Bendz, G., J. Santesson, C. A. Wachtmeister, 1965. Studies on the chemistry of lichens. 23. Thin layer chromatography of pulvic acid derivatives. Acta Chem. Scand., 19.
- Culberson, C. F., 1963. The lichen substances of the genus *Evernia*. Phytochemistry, 2, 4.
- Culberson, W. L., C. F. Culberson, 1965. *Asahinea*, a new genus in the Parmeliaceae. Brittonia, 17, 2.
- Culberson, W. L., C. F. Culberson, 1968. The lichen genera *Cetrelia* and *Platismatia* (Parmeliaceae). Contrib. U. S. Nat. Herb., 34, 7.
- Dahl, E., 1952. On the use of lichen chemistry in lichen systematics. Rev. Bryol. et Lichénol., 21, 1-2.
- Gams, H., 1967. Flechten. Kleine Kryptogamenflora, Bd. III. Stuttgart.
- Gertig, H. 1961. Oznaczenie zawartosci kwasu usninowego w porostach. Acta Poloniae Pharm., 13, 1.
- Grover, P. K., T. R. Seshadri, 1959. Chemical investigations of Indian lichens: Part XXIII.-Imperfect lichens. Jour. Sci. Indus. Res., 18B, 5-6.
- Grusmann, V., 1963. Catalogus Lichenum Germaniae. Stuttgart.
- Hakulinen, R., 1963. Jäkkilukkasvio. Porvoo-Helsinki.
- Hale, M. E., Jr., 1968. A synopsis of the lichen genus *Pseud-evernia*. The Bryologist, 71, 1.
- Hess, D., 1958. Über die Papierchromatographie von Flechten-

- stoffen. *Planta*, 52, 1.
- Hillmann, J., 1936. *Parmeliaceae*. Rabenhorst's Kryptogamenflora, Bd. IX, Abt. 5., Teil 3. Leipzig.
- Kloss, J., 1952. Untersuchungen über die Inhaltstoffe der *Leparia flava*. *Pharmazie*, 7, 10.
- Krog, H., 1951. Microchemical studies on *Parmelia*. *Nytt. Mag. f. Naturv.*, 88.
- Krog, H., 1968. The macrolichens of Alaska. *Norsk Polarinstitut Skrifter*, 144.
- Mitsuno, M., 1953. Paper chromatography of lichen substances. I. *Pharm. Bull. (Tokyo)*, 1, 2.
- Mitsuno, M., 1955. Paper chromatography of lichen substances. II. *Pharm. Bull. (Tokyo)*, 3, 1.
- Mosbach, K., 1964. On the biosynthesis of lichen substances. Part II. The pulvic acid derivative vulpinic acid. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 17, 4.
- Poele, J., 1962. Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. *Mitt. der. Bot. Staatssammlung München*, IV.
- Räsänen, V., 1951. Suomen Jämsälkävio. Kuopion Luonnon Ystävien Yhdistyksen Julkaisuja. Sarja A, N<sup>o</sup> 1.
- Reichmeister, C. A., 1955. Flechtensäuren. In: *Papierchromatographie in der Botanik*. Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- Weber, W. A., 1967. Environmental modification in crustose lichens. II. Fruticose growth in *Aspicilia*. *Aquilo*, Ser. Botanica, 6.
- Zopf, W., 1902. Zur Kenntnis der Flechtenstoffe. 10. Mitt. *Ann. der Chem.*, 324.



Zopf, W., 1907. Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer  
pharmacologischer und technischer Beziehung. Jena.

ON THE CHEMOTAXONOMY  
OF SOME SPECIES OF CETRARIA

E. Nilson

S u m m a r y

The classifications of lichens which are set up on the basis of only one character are highly artificial. The complex of anatomical, morphological, geographical and biochemical characters must be taken into account.

The content of lichen acids has been found to be helpful in identifying the taxons above the level of the species.

The members of the group of the *Cetraria* species with yellow medulla ( *C. pinastri*, *C. juniperina*, *C. alvarensis*, *C. tilesii* ) contain usnic acid in the cortex and vulpinic and pinastric acids in the medulla. They are supposed to be closely related with each other and must not be treated under different subgenera. *C. nivalis* and *C. cucullata* contain usnic acid in the cortex but no vulpinic or pinastric acids in the medulla. Although the last two species resemble *C. tilesii* morphologically, they are obviously not closely related with the species of the previous group.

Э.М. НИЛЬСОН

## НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

### О PSEUDEVERNIA

*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf является одним из широко распространённых эпифитных лишайников умеренной зоны. Этот вид часто встречается на коре хвойных, реже лиственных пород, иногда на обработанной древесине.

Положение этого вида в системе лишайников до последнего времени оставалось спорным. Впервые вид был описан Линнеем (Linné, 1753:1146) под названием *Lichen furfuraceus*. Ахарнус (Acharius, 1803:254) отнёс его к роду *Parmelia*, а Манн (Mann, 1826:105) считал правильным присоединить вид к роду *Evernia* семейства *Usneaceae*. В 1903 году Цопф (Zopf, 1903) обосновал выделение на основе этого вида нового рода *Pseudevernia* в составе семейства *Parmeliaceae*. Новое название не получило широкого признания: большинство западно-европейских лихенологов продолжало приводить этот вид под названием *Parmelia furfuracea* (L.) Ach., а русские и советские лихенологи — под названием *Evernia furfuracea* (L.) Mann.

В 1951 году Круг (Krog, 1951) отнесла вид на основе

некоторых морфологических и химических признаков к роду *Hypogymnia* (сем. *Parmeliaceae*), под тем же названием (*Hypogymnia furfuracea* (L.) Krog) привёл его и Ахти (Ahti, 1964).

Лишь в последнее десятилетие некоторые лихенологи вернулись к наиболее оправданному, как нам кажется, названию *Pseudevernia* (Poelt, 1962; Hale, Culbertson, 1966; Ahmann, Mathey, 1967; Hale, 1968).

По внешнему виду этот лишайник при первом взгляде напоминает больше всего *Evernia prunastri*, образуя такие же восходящие или повисающие кустики из  $\pm$  дихотомически разветвляющихся лопастей, прикрепляющихся к субстрату при помощи псевдогомы.

В то же время он имеет ряд признаков, отличающих его от *Evernia* и приближающих к *Parmelia*, как например темная окраска нижней поверхности. Молодые экземпляры этого лишайника прикрепляются к субстрату не только в центре, но и нижней поверхностью лопастей при помощи ризин, которые впоследствии исчезают. Кроме того, по нашим наблюдениям, встречаются представители этого вида, имеющие почти розетковидное листоватое слоевище с широкими лопастями и морщинистой серединой, близкие к типичным представителям рода *Parmelia*.

Из лишайниковых веществ все виды рода *Pseudevernia* (Hale, 1968) содержат атранорин и хлоратранорин в коровом слое (Asahina, Shibata, 1954; Ahmann, Mathey, 1967). В сердцевине может встречаться одно из следующих веществ:

леканоровая кислота ( в северо-американском материале ), физодовая или оливеторовая кислоты ( в европейском материале ). Цопф ( Zopf, 1903 ) указывает на присутствие ещё двух веществ, т.н. изидиевой и фурфурациновой кислот, которые в позднейших работах не упоминаются. В японском материале вида *Parmelia furfuracea* ( L. ) Ach. Нуно ( Nuno, 1964 ) нашла неидентифицированное дополнительное вещество, которое всегда сопровождает физодовую кислоту, как и в видах рода *Hurokumia*. Круг ( Krog, 1951 ) также указывает на присутствие какого-то неидентифицированного вещества.

В хемосистематике рода используются леканоровая, оливеторовая и физодовая кислоты, которые Хейл называет диагностическими кислотами. Первые два вещества являются депсидами орсиноловой группы, последнее — депсидоном орсиноловой группы. Они не дают цветной реакции с парафенилендиаминном ( Pd.- ) и имеют гидроксильную группу у четвертого атома углерода "кислотного" кольца ( 4-О-гидроксильированные вещества ).

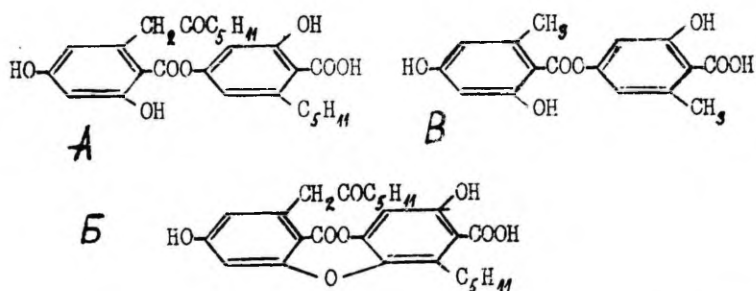


Рис. 1. А- оливеторовая к-та, Б- физодовая к-та, В- леканоровая к-та

Набором диагностических веществ род *Pseudevernia* отличается от рода *Evernia*, представители которого содержат диварикатовую или эверниевую кислоты ( 4-О-метилированные вещества ), в сердцевине ( Culbertson, 1963 ), и от рода *Hypogymnia*, содержащего физодовую и физодаловую ( Pd.+ ) кислоты в сердцевине ( Krog, 1951; Kuno, 1964 ).

Леканоровая, оливаторовая и физодовая кислоты имеют широкое распространение в семействе *Parmeliaceae*, особенно в роде *Parmelia* ( Hale, 1967 ), в то время как в семействе *Usneaceae* из этих трёх веществ встречается только оливаторовая кислота в видах рода *Cornicularia* ( Asahina, Shibata, 1954 ), который в самом деле наверно стоит ближе к семейству *Parmeliaceae*, в частности к роду *Cetraria* ( Рассадина, 1950 ).

Таким образом, данные о содержании лишайниковых веществ поддерживают лихенологов, относящих данную группу к семейству *Parmeliaceae* в качестве самостоятельного рода *Pseudevernia*.

Как отмечает Хейл ( Hale, 1968 ), по морфологическим ( отсутствие ризин и ресничек ) как и по химическим признакам ( отсутствие 4-О-метилированных веществ ) род *Pseudevernia* надо считать более примитивным чем другие роды семейства *Parmeliaceae*: *Parmelia*, *Cetraria*, *Parmeliopsis* и *Hypogymnia*.

Ахаирус, а за ним и другие лихенологи ( Howe, 1911; Hillmann, 1936 ) выделяли в рамках вида *Parmelia furfuracea* целый ряд морфологических форм и разновидностей на осно-

ве таких признаков, как форма и размеры листов, тип разветвления, отсутствие или наличие и форма изидиев, наличие соредиев, цвет нижней поверхности слоевища.

Цопф (Zopf, 1903, 1906) первым показал, что европейский материал вида не гомогенен по содержанию лишайниковых кислот, и, стараясь связывать морфологические и химические признаки, разделил вид на шесть новых видов.

Против такого подхода выступил Еленкин (1905), который на основе материала из окрестностей Петербурга показал, что морфологические признаки, указанные Цопфом, не совпадают с присутствием разных лишайниковых кислот. Он пришёл к выводу, что более правильным надо считать воззрение на *Evernia furfuracea* как на один очень полиморфный вид. Он также считал, что из всех форм "только *seratea* = *olivetorina* и *zonalifera* могут быть рассматриваемы как формы в систематическом смысле. Остальные слишком неустойчивы для того, чтобы им придавать какое-либо систематическое значение" (Еленкин, 1905:II).

Маас Гестеранус (Maas Geesteranus, 1947:92) также отметил, что отличительные признаки видов Цопфа несостоятельны. Он привёл в своей работе параллельно ключи для определения морфологических и химических форм, причём указал, что они во многом перекрываются.

Очень интересные результаты дало проведённое Хейлом (Hale, 1956) подробное исследование, целью которого было изучение 1) состава лишайниковых кислот, 2) вариации морфологических признаков и их корреляции с лишайниковыми кислотами и 3) географического распространения химических рас в

Европе и Северной Америке. Хейл обнаружил, что на основе избранных им восьми морфологических признаков весь материал можно четко разделить на три совокупности: 1) западная часть Северной Америки ( 89 % без изидиев, 67 % с апотециями, 100 % без соредиев ), 2) восточная часть Северной Америки ( 100 % с изидиями, 5 % с апотециями, 100 % без соредиев ), 3) Европа ( 100 % с изидиями, 17 % с апотециями, 9 % с соредиями ).

По признаку содержания лишайниковых кислот, наоборот, весь северо-американский материал можно считать одной совокупностью ( леканоровая кислота в сердцевине ), в то время как европейский материал содержит оливеторовую ( 33 % ) или физодовую ( 67 % ) кислоты в сердцевине.

В результате статистической обработки европейского материала не было обнаружено корреляции между морфологическими признаками и присутствием одной или другой кислоты, за исключением лёгкой корреляции между разветвленными изидиями и физодовой кислотой. Но оказалось, что процентное соотношение экземпляров с физодовой или оливеторовой кислотой меняется в направлении с севера на юг, причем оливеторовая кислота преобладает на севере ( на Британских островах 80 % ), а физодовая кислота на юге ( в Северной Африке 100 % ).

Для объяснения этого явления Хейл выдвинул несколько гипотез: 1) на синтез лишайниковых кислот влияют климатические условия, меняющиеся в направлении с севера на юг ( влажность воздуха, солнечная энергия ); 2) данный вид возник в виде трёх самостоятельных популяций, из которых европейские мигрировали навстречу друг к другу и т.о. смешались; 3) син-

тез лишайниковых кислот зависит от субстрата; 4) химические различия могут иметь место благодаря наличию разных фикобионтов.

Так как ни одна из этих гипотез не доказана, в этой работе Хейл предложил назвать химически отличающиеся единицы химическими расами, тем более, что физодовая кислота отличается от оливеторовой только наличием кислородной связи и очевидно может образоваться из оливеторовой кислоты путём дегидрогенации, а леканоровая кислота также близка по строению к оливеторовой кислоте.

В материале из Испании Ч.Кальберсон (Culberson, 1965) нашла среди 260 слоевищ 2 экземпляра, содержащих как оливеторовую, так и физодовую кислоту. Это второй случай обнаружения в слоевище лишайника депсидона и его предполагаемого прямого предшественника — депсида. Впервые та же пара лишайниковых кислот была найдена в лишайнике *Cetraria ciliaris* (Culberson, 1964). Ч.Кальберсон отметила, что существование расы, содержащей одновременно эти кислоты подтверждает мнение Хейла, что европейский материал *P. furfuracea* представляет из себя один вид. С другой стороны, она возражала против того, что Хейл считает леканоровую кислоту близкой к оливеторовой. Ссылаясь на Мосбаха (Mosbach, 1964), она указала, что число атомов углерода в боковых цепях лишайниковых веществ устанавливается уже в ранних стадиях биосинтеза и по-этому оливеторовая и леканоровая кислоты не более близки друг к другу, чем любая другая пара депсидов. По-этому Ч.Кальберсон советует пересмотреть точку зрения, что и американский материал принадлежит к тому же виду *P. furfu-*



гасеа, особенно если принимать во внимание и географическую обособленность.

Хейл ( Hale, 1968 ) высказывает мнение, что факт обнаружения в одном слоежке физодовой и оливеторовой кислот очевидно всё-же не является закономерностью и по-этому не обязательно весь европейский материал надо считать одним видом.

В обзоре рода *Pseudovernia*, суммирующем все предыдущие работы, Хейл ( Hale, 1968 ) приводит три вида для Европы: *P. furfuracea* (L.) Zopf, *P. olivetorina* (Zopf) Zopf и *P. coralifera* ( Bitt. ) Zopf, и три вида для Америки: *P. cladonia* ( Tuck. ) Hale et W.Culb., *P. consocians* ( Vain. ) Hale et W.Culb. *P. intensa* ( Nyl. ) Hale et W.Culb. Из этих шести видов два вида морфологически неотличимы от *P. furfuracea* (содержит физодовую к-ту) и являются т.н. химическими видами: *P. olivetorina* (сод. оливеторовую кислоту) и *P. consocians* (сод. леканоровую кислоту). Хейл подчёркивает, что такая интерпретация не навязывается догматически.

Что касается химических видов, то современная степень изученности биосинтеза и биологической роли лишайниковых веществ не позволяет считать наличие того или иного вещества однозначным систематическим признаком на уровне вида, но также не даёт достаточной основы для опровержения химических видов. По-этому теоретические споры над этой темой, как нам кажется, пока бесполезны. Лишайниковые кислоты несомненно надо изучать, но без предвзятого мнения, что они являются "какашей" для всех спорных вопросов систематики, чего, как известно, нельзя ожидать ни от одного метода в

отдельности.

Так как в литературе отсутствуют данные о соотношении рас ( гезр видов ) с физодовой или оливеторовой кислотами в пределах СССР, нами были исследованы три массовых сбора этого лишайника: 1) с севера Ленинградской области ( ст. Кузнечное, со стволов сосны *Pinus silvestris* ); 2) из Эстонии ( Вильяндский рай., со стволов сосны *Pinus silvestris* ); 3) из Крыма ( Никитский ботанический сад, со стволов сосны *Pinus pallasiana*, собрано Д.А.Дуксом).

Для предварительного деления материала на группы С.+ ( оливеторовая кислота ) и С.- ( физодовая кислота ) была проведена цветная реакция на фильтровальной бумаге по методу, описанного Сантессоном ( Santesson, 1967 ). Маленький кусок слоевища положили на фильтровальную бумагу и экстрагировали са 10 каплями ацетона. Каждой капле дали испариться и цветную реакцию провели с С. на фильтровальной бумаге, пропитанной экстрагированными лишайниковыми веществами. При таком методе цвет наблюдается гораздо лучше чем на самом слоевище.

Как отметила Ч. Кальберсон, ( Culbertson, 1965 ), весовые данные лучше отражают соотношение разных химических рас чем количество экземпляров с одним или другим веществом. Во втором случае фрагменты слоевища могут быть приняты за целое слоевище и оттого получаются искаженные результаты. Учитывая это, мы выражали соотношение химических рас в процентах из веса, а не из количества экземпляров изученного материала.

Были получены следующие результаты:

№ сбора	Кол-во экземпляров	Вес в гг	% с оливо- вой к- той	% с физо- вой к-той
1)	320	319,8	39,0	61,0
2)	313	126,4	24,5	75,5
3)	184	162,0	12,3	87,7

Как и в материале из Западной Европы, хорошо наблюдается тенденция увеличения доли физодовой кислоты в направлении с севера на юг.

Из общей картины выделяется материал из Беловежской Пущи ( количество экземпляров 42; вес 34,5 г, с оливо-вой кислоты 11,4 %; с физодовой кислоты 88,6 % ), но количество материала здесь не сравнимо с другими сборами и полученный результат по всей вероятности является случайным.

В сборах из Эстонии и из Крыма не удалось обнаружить корреляции между морфологией и лишайниковыми кислотами, оказалось невозможным выделять какие-либо морфологически отличающиеся группы, так как имелись все переходы от одной формы к другой.

В сборе из Ленинградской области можно было разграничить своеобразную форму данного вида, которая имела плоское, прижатое к субстрату, в центре морщинистое, почти листоватое слоевище. Доля этой формы среди материала с реакцией С.+ была 31,5 %, а среди материала с реакцией С.- только 3,2 %.

Кроме массовых сборов были изучены гербарные материалы ( гербарий ТУ ) и небольшие образцы, собранные в Эстонии с разных субстратов (с шести пород деревьев), но корреляций между субстратом и содержанием лишайниковых кислот, указанно-

го цопфом ( Zopf , 1907 ) не было обнаружено. Обе химические расы с одинаковой вероятностью могут встречаться как на хвойных так и на лиственных породах, причём обе расы часто присутствуют бок о бок на одном дереве.

Для обнаружения возможного совместного присутствия физодовой и оливеторовой кислот был использован метод тонкослойной хроматографии. Силикагель марки КСК был подготовлен, как описано у Шевченко и Фаворской ( 1964 ). Для приготовления пластинок в ступке растирали 26,4 г силикагеля и 3,6 г гипса с 60 мл дистиллированной водой . Смесь наносили на предметные стёкла, пластинки подсушили при 120 градусах и хранили в эксикаторе над прокаленным  $\text{CaCl}_2$ .

В качестве растворителей были использованы системы ( I ) н -гексан - толуол - ледяная уксусная кислота ( 3:3:1 ) и ( II ) бензол - диоксан - ледяная уксусная кислота ( 90:25:4 ).

Пластинки были проявлены тетразотированным бензидином ( Lindstedt, 1950 ).

Атранорин в использованных системах растворителей хорошо отделился от оливеторовой и физодовой кислот, но не отделился от хлороатранорина. Последний был обнаружен пробой Бейльштейна. Физодовая и оливеторовая кислоты имеют близкие R , но хорошо отличаются друг от друга в ультрафиолетовом свете (оливеторовая к-та - интенсивно голубая, физодовая к-та - поглощает УФ ) и при проявлении тетразотированным бензидином ( оливеторовая к-та - фиолетово-красная, физодовая к-та - бурая ).

Так как оливеторовая кислота более чувствительна к С.

чем физоновая кислота, в материале с реакцией С.+ можно было ожидать нахождение физоновой кислоты наряду с оливеторовой кислотой, но в материале с реакцией С.- нельзя было ожидать нахождения оливеторовой кислоты. По-этому методом тонкослойной хроматографии были изучены все слоевища с реакцией С.+ ( в сумме 213 слоевища ) и для сравнения 20 экземпляров с реакцией С.-. Ни в одном из сборов описанным методом не было обнаружено совместного содержания оливеторовой и физоновой кислот.

В материале из Эстонии было найдено три слоевища, носящие круглые сорали. Такие экземпляры по Хейлу ( Hale, 1968 ) относятся к виду *P.soralifera* и содержат физоновую кислоту. Однако одно слоевище из нашего материала содержало оливеторовую кислоту. *P.soralifera* встречается очень редко, и то, что Хейл нашёл в нём только физоновую кислоту, видимо является случайностью.

Хотя род *Pseudevernia* ( гесп. вид *P.furfuracea* ) относительно хорошо изучен в отношении лишайниковых кислот, всё-же нельзя считать этот вопрос окончательно решённым. Интересные результаты может дать например популяционный подход, подобно тому, как у вида *Cetraria ciliaris* ( Hale, 1963 ).

В ходе настоящей работы мы убедились в том, что анализ только гербарного материала не может дать полного представления о химизме изучаемого вида и о распространении химических рас. Одной из причин этого является то , что для гербариев намеренно или подсознательно выбирают наиболее хорошо выраженные представители крайних форм, а большое количество переходных форм остается непредставленным в гербариях.

химических анализов нужны свежие сборы, собранные специальной методикой в зависимости от цели исследования. Немаловажную роль играют наблюдения в полевых условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Еленкин А.А., 1905. К вопросу о полиморфизме *Evernia furfuracea* ( L. ) Mann как видовой единицы. СПб.
- Рассадина К.А., 1950. Цетрария (*Cetraria* ) СССР. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. II ( Споровые растения ), 5.
- Певченко З.А., И.А. Фаворская , 1964. Микропластинки в тонкослойной хроматографии. Вестник ЛГУ, 22, 4.
- Acharius, E., 1803. Methodus... Stokholmiae.
- Ahmann, G.B., A. Mathey, 1967. Lecanoric acid and some constituents of *Parmelia tinctorum* and *Pseudevernia intensa*. The Bryologist, 709, I.
- Ahti, T., 1964. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada. Ann. Bot. Fenn., 1 .
- Asahina, Y., S. Shibata, 1954. Chemistry of lichen substances. Tokyo.
- Culberson, C.F., 1963. The lichen substances of the genus *Evernia*. Phytochemistry, 2, 4.
- Culberson, C.F., 1964. Joint occurrence of a lichen depsidone and its probable depside precursor. Science, 143, 3603.
- Culberson, C.F., 1965. A note on the chemical strains of *Parmelia furfuracea*. The Bryologist, 68, 4.
- Hale, M.E., Jr., 1956. Chemical strains of the lichen *Parmelia furfuracea*. Amer. Jour. Bot., 15.

- Hale, M.E., Jr., 1963. Populations of chemical strains of the lichen *Cetraria ciliaris*. *Brittonia*, 15, 2.
- Hale, M.E., Jr., 1967. Chemistry and evolution in lichens. *Israel Jour. Bot.*, 15.
- Hale, M.E., Jr., 1968. A synopsis of the lichen genus *Pseud-evernia*. *The Bryologist*, 71, 1.
- Hale, M.E., Jr., W.L. Culberson, 1966. A third checklist of the lichens of the continental United States and Canada. *The Bryologist*, 69, 2.
- Hillmann, J., 1936. *Parmeliaceae*. *Rabenhorst's Kryptogamenflora*, 9. Bd., 5. Abt., 3. Teil.
- Howe, R. H., 1911. The genus *Evernia* as represented in North and Middle America. *Bot. Gaz.*, 51.
- Krog, H., 1951. Microchemical studies on *Parmelia* Nytt. *Mag.*, f. *Naturw.*, 88.
- Lindstedt, G., 1950. Constituents of pine heartwood. XX. *Acta Chem. Scand.*, 4, 3.
- Linné, C., von., 1753. *Species Plantarum*. *Holmiae*.
- Maas Geesteranus, R. A., 1947. Revision of the lichens of Netherlands. I. *Parmeliaceae*. *Blumea*, 6, 1.
- Mann, E., 1826. *Lichenum in Bohemia observatorum dispositio*.
- Mosbach, K., 1964. On the biosynthesis of lichen substances. Part I. The depside gyrophoric acid. *Acta Chem. Scand.*, 18.
- Nuno, M., 1964. Chemism of *Parmelia* subgenus *Hypogymnia* Nyl. *Jour. Jap. Bot.*, 39, 4.
- Poelt, J., 1962. Bestimmungsschlüssel der höheren Flechten von Europa. *Mitt. der Bot. Staatsammlung München IV* (1962).

Zopf, W., 1903. Vergleichende Untersuchungen über Flechten  
in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. Beih. Bot.  
Centralbl., 14.

Zopf, W., 1907. Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer,  
pharmakologischer und technischer Beziehung. Jena.

S O M E N O T E S O N  
P S E U D E V E R N I A

E. Nilson

S u m m a r y

The position of the species *Pseudevernia furfuracea*  
(L.) Zopf in the system of lichens has been revised several times.

Biochemical data give support to the view on this species as a member of the genus *Pseudevernia* (fam. *Parmeliaceae*).

It was discovered by M.E.Hale that the proportion of the specimens with physodic or olivetoric acids differs from the North to the South in Western Europe. Our investigations demonstrate that this phenomenon occurs in the European part of the U.S.S.R. as well.

The material for chemical testing must be collected by special methods and field observations are of great importance.



ЛИШАЙНИКИ - ЭПИФИТЫ ОСНОВНЫХ  
ТИПОВ ЛЕСА ЭСТОНИИ

Целью настоящей работы является установление видового состава лишенофлоры и закономерностей распространения отдельных видов главных типов леса Эстонской ССР. Изучалась лишенофлора стволов в гуще леса (на лишайники отдельно стоящих и растущих на окраине леса деревьев внимания не обращалось). Под наблюдением являлись главные древесные породы Эстонской ССР: ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) Karst. сосна обыкновенная ( *Pinus sylvestris* L. ), береза бородавчатая ( *Betula pendula* Roth ), береза пушистая ( *Betula pubescens* Ehrh. ) и ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) J. Gaertn. ). Хотя и экологические условия в глубине леса, по сравнению с условиями открытых местностей и окраины леса, оказываются более однородными, лишенофлора оказалась все же сравнительно богатой. Было найдено целый ряд новых для лишенофлоры Эстонии видов и дополнены данные о распространении некоторых редких видов.

Ниже приводится список видов лишайников по системе, приведенной в книге В.Груммана ( Grummann, 1963). Собранные автором гербарные экземпляры сохраняются при кафедре систематики растений и геоботаники ТГУ.

В нижеследующем приводятся лишь найденные автором и определенные им лично материалы. Данные о более ранних нахождении видов приводятся по монографии Х.Х.Трасса (1967). Все местонахождения приводятся лишь в том случае, если их менее 10. Местонахождения видов приводятся по фитогеографическим районам Эстонии ( Lippmaa, 1935). Сокращения названий последних следующие:

Emoc - *Estonia maritima occidentalis*

Emor - *Estonia maritima orientalis*

Emb - *Estonia maritima borealis*

Lh - *Litorale heademeesteense*

Einf - *Estonia inferior*

Eint - *Estonia intermedia*

Esup - *Estonia superior*

Emed - *Estonia media*

Alt - *Alutagia*

Eor - *Estonia orientalis*

Автором найдены 30 новых для лишенофлоры Эстонии видов:

*Arthonia incarnata* Kullh. (Сымермаа, 1968)

*A. leucopellaea* (Ach.) Almqu. (Sõmermaa, 1967)

*A. spadicea* (Nyl.) Leight. (Сымермаа, 1968)

*Arthopyrenia biformis* (Borr.) Massal.

*Arthothelium scandinavicum* Th. Fr.

*A. Spectabile* Massal.

*Bacidia acerina* (Stiz.) Arnold

*B. affinis* (Zw.) Vain.

*B. albescens* (Hepp.) Zw. /Сымермаа, 1968/

*B. cinerea* (Schaer.) Koerb.

*B. nitschkeana* (Lahm.) Zahlbr.  
*Calicium alboatrum* Flk. /Tpacc, 1967/  
*C. gracile* (Nadv.) Oxn. /Tpacc, 1967/  
*C. subpusillum* Vain./Tpacc, 1967/  
*Caloplaca chrysophthalma* Degel. /Сммермаа, 1968/  
*Catillaria sordidescens* (Nyl.) Vain.  
*C.sphaeroides* (Massal.) Schul.  
*Chaenotheca melanophaea* (Ach.) Zw. /Tpacc, 1967/  
*Chaenothecopsis faginea* Nadv.  
*Coniocybe sulphurea* (Retz.) Nyl.  
*Lecania prasinoides* Elenk.  
*Lecidea helvola* (Koerb.) Th. Fr. /Tpacc, 1967/  
*L. symmictella* Nyl.  
*Lopadium pezizoideum* (Ach.) Koerb. (Sõmermaa, 1967)  
*Microthelia atomaria* (DC.) Nyl.  
*Ochrolechia turneri* (Sm.) Hasselr.  
*Psora cladonioides* (Ach.) Hook. /Сммермаа, 1968/  
*Schismatomma pericleum* Br. et Rostr. /Сммермаа, 1968/  
*Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein. /Tpacc, 1967/  
*Thelotrema lepadinum* (Ach.) Ach. /Tpacc, 1967/

Cl. ASCOLICHENES

Subcl. PYRENOCARPEAE

O. Pyrenulales

Arthopyreniaceae

Arthopyrenia Massal.

A. biformis (Borr.) Massal.

Найден впервые: Ент, Типу, в папоротниковом ельнике на основании ольхи черной, 7.08.68.

Leptorhaphis Koerb.

L. epidermidis (Ach.) Th. Fr.

Обыкновенный вид на гладкой коре берез в разных типах леса в освещенных местах.

Microthelia Koerb.

M. atomaria (DC.) Koerb.

Найден впервые на стволе березы: Емед, Каркси, Матусе, в богатом березняке, 18.08.66; Емед, Лаэва, в топяном березняке, 20.07.68; Емед, Кяркна, Мурру, в топяном лесу, 24.06.68; Еог, Вастселийна, Лоови, в брусничном бору, 3.08.67.

Subcl. GYMNOCARPEAE

O. C a l i c i a l e s

Caliciaceae

Calicium Pers.

Sect. Calicium

C. abietinum Pers.

Довольно распространенный вид. До сих пор был главным образом известен на стенах сараев и на обнаженной древесине (Трасс, 1967). Прибавилось свыше 30 местонахождений на коре по всей территории Эст.ССР. Характерен на стволах сосен в брусничном типе; на молодых стволах встречается на основании, на более старых на высоте груди и выше. Найден и в других типах и реже на стволе ели.

C. adspersum Pers.

К одному местонахождению прибавилось 3: Einf, Мярьямаа, Ваймйза, в альварном сосняке на стволе сосны, 21.08.67; Esup, Раквере, Пыдула, в кисличном ельнике на стволе ели, 9.08.66; Emed, Каркси, Кюти, в заболоченном вересковом сосняке на основании сосны, 11.08.67.

C. lenticulare (Hoffm.) Ach.

К 2 местонахождениям прибавилось 1: Emed, Кайавере, Вялги, в заболоченном черничном сосняке на стволе сосны, 22.06.67.

C. quercinum (Retz.) Pers.

К 6 местонахождениям прибавилось 1: Alt, Городенко, Пермискюла, в богатом ельнике на стволе ели, 10.08.66.

C. salicinum Pers.

Известно 11 местонахождений на острове Сааремаа, в Западной Эстонии и на берегу оз.Пейпси. Встречается в альварных лесах на стволах елей, реже сосен, но найден и на дубе и ясене в широколиственных лесах и на обнаженной древесине.

C. schaereri DNot.

К одному местонахождению на пне прибавились 2: Eint, Масси, в топяном ельнике на основании ели, 15.08.68; Emed, Кайавере, Веду, в заболоченном черничном сосняке на стволе сосны, 21.06.67.

C. subtile Pers.

Найден во многих местах на древесине, но только один раз на стволе сосны: Eint, Типпу, в сфагновом сосняке, 6.08.68.

C. viride Pers.

Самый обыкновенный вид этого рода. Растет на коре старых хвойных (особенно ели и лиственницы), реже лиственных пород (дуба, березы, ольхи черной) (Трасс, 1967). В лесах встречается реже, главным образом найден в парках и на одиночно стоящих стволах.

Sect. Chaenothecopsis (Vain.) Oxn.

C. alboatrum Flk.

Найден впервые в Восточной Эстонии - Бор, Ярв-селя, на стволе сосны.

C. faginea Nadv.

Найден впервые. Einf, Мярьямаа, Рангу, в альварном лесу на стволе ели, 19.08.67.

C. gracile (Nadv.) Oxn.

Найден впервые. Esur, Раквере, Винни, в дубраве на коре дуба, 3.09.65.

C. populneum De Brond

К одному известному до сих пор местонахождению на высокой береге (Трасс, 1967) прибавилось одно: Alt, Авинурме, в заболоченном лесу на стволе ели, 5.08.66.

Chaenotheca (Th. Fr.) Th. Fr.

Ch. brunneola (Ach.) Müll. Arg.

Найден в нескольких местах на древесине, гнилых пнях и на коре хвойных пород в лесу.

Ch. chlorella (Ach.) Müll. Arg.

К 5 местонахождениям прибавились 7 (все на стволе ели):

Einf, Мярьямаа, Рангу, в альварном ельнике, 19.08.67;

Eint, Вяндрэ, в ельнике-черничнике, 16.08.66; Emed,

Кайавере, в сытьевом ельнике, 12.06.67; Emed, Лаэва,

Хийре, в топяном ельнике, 11.06.68; Alt, Авинурме, в за-

болоченном ельнике, 5.08.66; Alt, Пермискюла, в богатом

ельнике, 11.06.68; Eor, Миссо, Парму, в ельнике-кисличнике, 7.08.67.

Ch. chryscephala (Turn.) Th. Fr.

Самый обыкновенный представитель этого рода в Эстонии.

Найден как в альварных, так и в заболоченных лесах главным образом на коре хвойных пород.

Ch. melanophaea (Ach.) Zw.

Известно свыше 25 местонахождений по всей Эстонии в разных типах леса на стволах сосен.

Ch. stemonea (Ach.) Zw.

К 3 местонахождению прибавилось 2: Бог, Идуметса, Палу, в брусничном бору на стволе сосны, 2.08.67; Бог, Миссо, Парму, в ельнике-кисличнике, на стволе ели, 7.08.67.

Ch. trichialis (Ach.) Th. Fr.

Встречается на коре лиственных и хвойных пород, реже на обнаженной древесине в разных типах леса.

Coniocybe Ach.

C. furfuracea (L.) Ach.

Встречается довольно часто. Растет на растительных остатках, перегнойной почве, на корнях валежных деревьев, в трещинах морозного песчаника, на основаниях стволов в темных местах.

C. sulphurea (Retz.) Nyl.

Найден впервые: Энт, Килинги-Нымме, Масси, в топяном ельнике на обнаженной древесине ольхи черной, 15.08.68.

Stenocybe Nyl.

St. pullatula (Ach.) Stein

Найден впервые. Растет на стволе ольхи черной.



Einf, Язря, в снытьевом березняке, 18.08.65; Emed, Лав-  
ва, в топяном ольховнике, 20.07.68 и 21.07.68; Emed, Сааре,  
между Сыру и Пала, в топяном ольховнике, 27.07.68; Alt,  
Авинурме, в топяном ельнике, 6.08.68.

CON.GRAPHIDIIDAE

O. G r a p h i d a l e s

Arthoniaceae

Arthonia Ach.

A. incarnata Kullh.

Найден впервые: Бор, Миссо, Парму, в ельнике-кислич-  
нике на основании ели, 7.08.67.

A. leucopellaea (Ach.) Almqu.

Встречается нередко в девственных лесах главным обра-  
зом на ели, реже на березе. Один раз найден на ольхе черной  
и на сосне - возраст стволов свыше 200 лет.

A. lurida Ach.

К 1 местонахождению на гнилой древесине прибавились  
25 на стволе ели в разных типах леса. Один раз найден на  
сосне и ольхе черной - возраст стволов свыше 200 лет.

A. mediella Nyl.

К 1 местонахождению на обнаженной древесине прибави-  
лись 6: Einf, Марьямаа, Рангу, в альварном ельнике на  
стволе ели, 19.08.67; Emed, Каркси, Руту, в брусничном  
бору, 10.08.67; Emed, Кайавере, Веду, в заболоченном лесу  
на стволе ели, 9.06.67 на стволе ольхи черной, 27.07.68;

Emed, Сааре, между Сыру и Пала, 27.07.68; Бор, Миссо,

Парму, в ельнике-кисличнике на стволе ели, 7.08.67; Бор, Вастселийна, Саарте, в ельнике-кисличнике на стволе ели, 4.08.67.

A. radiata (Pers.) Ach.

Обычный вид по всей территории республики. Встречается на коре лиственных (ольхи, ясеня, осины, дуба), реже хвойных пород (ели). Автором найден на основании ольхи в разных частях республики.

A. spadicea Leight.

Найден впервые. Известно 10 местонахождений. Встречается главным образом на ольхе черной в более влажных типах леса; найден и на ели.

Arthothelium Massal.

A. scandinavicum Th. Fr.

Найден впервые. Встречается на стволах елей в более влажных лесах: Ент, Типпу, в топяном ельнике, 8.08.68; Емед, Вара, Курси, в брусничном бору, 21.07.68; Емед, Пуурмани, Сауэ, в топяном лесу, 24.04.67; Емед, Вара, Сельгисе, 9.06.67; Бор, Миссо, Тикка, в ельнике-кисличнике, 7.08.67; Алт, Авинурме, в заболоченном вересковом сосняке, 5.08.66 и 7.08.66.

A. spectabile Massal.

Найден впервые: Емед, Лаэва, в топяном березняке на основании березы, 20.07.68.

Opegraphaceae

Opegrapha Ach.

O. lichenoides Pers.

К 1 местонахождению прибавилось 1: Емед, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68.

O. vulgata (Ach.) Ach.

К 1 местонахождению прибавились 11 на хвойных (ель, сосна, лиственница) в разных типах леса. Два раза найден на ольхе черной.

Graphis Adans. em. Müll. Arg.

G. scripta (L.) Ach.

Один из наиболее обыкновенных накипных лишайников, произрастающих на гладкой коре лиственных пород, особенно ольхи и березы.

СОН. CYCLOCARPIIDAE

O. Thelotremales

Lecanactinaceae

Lecanactis Eschw.

L. abietina (Ach.) Koerb.

В последнее время найден во многих местах в девственных лесах на стволах старых елей, где нередко образует большие группировки. Один раз найден и на стволах березы, сосны и ольхи черной (возраст стволов свыше 200 лет).

Schismatomma Massal.

S. pericleum Br. et Rostr.

Найден впервые. Емос, Кууснымме, в альварном ельнике

ке на стволе ели, 25.07.67; Ёмос, Кууснымме, Атла, в альварном сосняке на стволе сосны, 25.07.67; Ёмос, Кууснымме, Тагала, в альварном ельнике на стволе ели, 27.07.67; Ёнт, Типу, в осоковом сосняке на березе, 6.08.68; Ёмед, Каркси, Руту, в брусничном бору на стволе ели, 10.08.67; Ёмед, Лаэва, Хийре, в топяном ельнике на стволе и у основания ели, 11.08.68; Alt, Авинурме, в заболоченном вересковом сосняке на стволе ели, 7.08.66; и в заболоченном ельнике, 5.08.66.

#### Thelotremaeae

#### Thelotrema Ach.

#### Th. lepadinum (Ach.) Ach.

Найден впервые вместе с Х.Х.Трассом в 1965 г. в нескольких местах в юго-западной части Эстонии. Ёнт, Яря, в снытьевом березняке на ольхе черной, 18.08.65; Ёнт, Лайксааре, Азуя, в топяном лесу на березе, 16.08.65 и 11.08.65; Ёнт, Кыпу, Сельге, в ельнике на стволе ели, 19.08.66; Ёнт, Типу, в топяном ельнике на березе, 8.08.68; Ёнт, Масси, в богатом лесу на ольхе черной, 15.08.68; Ёнт, Кинлинги-Нымме, в ельнике-черничнике на стволе ели, 10.08.68.

#### O. Cyanophilales

#### Stictaceae

#### Lobaria (Schreb.) Hue

#### L. linita (Ach.) Rabenh.

Ёнт, Лайксааре, Азуя, в слабо осушенном топяном ольховнике на коре ольхи черной и осины, 16.08.65.

O. L e c i d e a l e s

Lecideaceae

Lecidea Ach. em. Th. Fr.

L. glomerulosa (DC.) Steud.

Один из самых обыкновенных видов этого рода. Встречается на коре различных древесных пород ( *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula*, и др.) в различных типах леса.

L. limitata (Scop.) S. F. Gray

Этот вид является в Эстонии обычным эпифитом и эпиксиллом, произрастающим на коре различных деревьев и кустарников.

Subgen. Biatora (Ach.) Boist.

L. efflorescens (Hedl.) Erichs.

К 2 местонахождениям прибавились 11, главным образом на стволе сосны в разных типах леса.

L. epixanthoidiza Nyl.

Довольно обычный вид на коре сосен, главным образом в вересковом и сфагновом типах леса.

L. helvola (Koerb.) Th. Fr.

Найден впервые. Встречается во многих частях Эст.ССР (18 местонахождений) в разных типах леса на стволе и на основании елей, реже на стволах ольхи черной и березы.

L. lucida (Ach.) Ach.

К 1 местонахождению прибавилось 1: Alt, Каукси, на берегу оз. Пейпси в сосняке на стволе сосны, 9.08.66.

L. obscurella (Sommerf.) Nyl.

К 3 местонахождениям прибавились 9: Ёмос, Кууснымме, Паписааре, в альварном лесу на стволе сосны, 24.07.67; EINF, Мярьямаа, Рангу, в альварном лесу на стволе сосны, 14.08.66; EINF, Мярьямаа, Кууда, в заболоченном вересковом сосняке на стволе сосны, 18.08.67; EINF, Мярьямаа, Ваймийза, в альварном лесу на стволе сосны и на стволе ели, 21.08.67; EINT, Аэгвийду, Янеда, в брусничном бору на стволе сосны, 26.07.66; Emed, Тарту, Кикевере, в сосняке на стволе сосны, 20.07.67; Emed, Кайавере, Веду, в заболоченном сосняке на стволе сосны, 21.06.67; Eor, Вастселийна, Лоови, в сосняке-кисличнике на стволе сосны, 3.08.67; Alt, Авинурме, в ельнике-черничнике на стволе сосны, 6.08.66.

Встречается главным образом в более сухих типах леса в освещенных местах на высоте груди, реже на основании.

L. symmicta (Ach.) Ach.

Очевидно довольно обычный вид, хотя собрано его много. К 10 местонахождениям прибавились 4: EINF, Мярьямаа, Ваймийза, в альварном лесу на стволе сосны, 12.08.67; Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68; Emed, Лаэва, в топяном березняке на основании березы, 20.07.68, и в топяном ольховнике на

стволе ольхи черной, 21.07.68; Емед, Каркси, Матусе, в богатом березняке на стволе березы, 18.08.66.

Растет на коре хвойных пород, в том числе на ветвях совсем молодых сосен (один из первых поселенцев). Несколько реже и менее обильно на коре лиственных пород. На более молодых стволах встречается на основании, на более старых стволах на высоте груди и выше.

L. symmictella Nyl.

Найден впервые. Ёinf, Марьямаа, Ваймийаа, в альварном ельнике на стволе сосны, 22.08.67.

L. tenebricosa (Ach.) Nyl.

К 4 местонахождениям прибавилось 1: Ёint, Янеда, Кырвеюла, в богатом сосняке на стволе березы, 5.07.67.

L. turgidula Fr.

К 2 местонахождениям прибавились 42, из них 31 на стволе сосен и 11 на стволе елей. Встречается в разных типах леса. На более молодых стволах на основании, на более старых на высоте груди.

L. vernalis (L.) Ach.

К 8 местонахождениям прибавились 2: Ёint, Килинги-Нымме, Масси, в папоротниковом ольховнике на основании ольхи черной, 10.08.68; Емед, между Кяркна и Мурру, в топяном лесу на стволе ольхи черной, 24.06.68.

Psora Hoffm.

P. cladonioides (Ach.) Hook.

Найден впервые на стволе сосны в заболоченном вересковом сосняке: Eint, Лодья, 19.08.65; Emed, Каркси, Кюти, 11.08.67.

P. scalaris (Ach.) Hook.

Довольно распространенный вид. Встречается на основании, реже на высоте груди стволов сосны (редко других пород), часто на сгорелых стволах. Найден в альварном и в заболоченном вересковом типах леса.

Mycoblastus Norm.

M. sanguinarius (L.) Norm.

К 5 местонахождениям прибавились 8: Einf, Велисе, Элду, в топяном березняке на стволе ели, 23.08.67; Einf, Мярьямаа, Ваймйза, в альварном лесу, 16.08.67; Einf, Мярьямаа, Паэкула, в заболоченном вересковом сосняке на стволе сосны, 18.08.68; Eint, Лайксааре, Азуя, в топяном лесу на стволе березы, 16.08.65; Eint, Таали, в сосняке-черничнике на стволах ели, сосны и березы, 20.08.65; Eint, Лодья, в ельнике-черничнике на стволе березы, 17.08.65 и 19.08.65; Eint, Килинги-Нымме, Масси, в сосняке-черничнике на стволах сосны и березы, 10.08.68; Eint, Типу, в осоковом ельнике на стволе березы, 8.08.68.

Catillaria (Ach.) Th. Fr.

C. atropurpurea (Schaer.) Th. Fr.

К 4 местонахождениям прибавилось 1: Бор, Миссо, Парму, в ельнике-кисличнике на основании ели, 7.08.67.



C. globulosa (Flk.) Th. Fr.

К 4 местонахождениям прибавились 2: Eint, Килин-  
ги-Нымме, Масси, в сосняке-черничнике на стволе ольхи чер-  
ной, 11.08.68; Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топя-  
ном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68.

C. griffithii (Sm.) Malme

К 5 местонахождениям прибавились 9: Емос, Кууснымме,  
Кууснымме, в брусничном бору на стволе ели, 25.07.67; Емос,  
Тагамйза, Вэаре, в альварном ельнике на стволе ели, 27.07.  
67; Емос, Тагамйза, Тагала, в альварном лесу на стволе  
ели, 27.07.67; Емос, Кууснымме, Атла, в альварном лесу на  
стволах сосны и ели, 25.07.67; Eint, Типу, в осоковом сос-  
няке на стволе березы; 6.08.68; Emed, Сааре, между Сыру  
и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной,  
27.07.68.

C. nigroclavata (Nyl.) Schul.

К 1 местонахождению прибавилось 1: Emed, Сааре, между  
Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной,  
27.07.68.

C. prasina (Fr.) Th. Fr.

К 1 местонахождению прибавились 10 на стволе и на осно-  
вании ели, березы и ольхи черной в разных типах леса.

F. laeta (Th. Fr.) Lett.

Найден впервые. Einf, Велизе, Пяэрд, в ельнике-кисличнике на стволе ели, 24.08.67; Eint, Типу, в папоротниковом ельнике на стволе ольхи черной, 7.08.68; Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68.

C. sphaeroides (Massal.) Schul.

Найден впервые. Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на основании ольхи черной, 22.07.68.

C. sordidescens (Nyl.) Vain.

Найден впервые. Emed, Тарту, Вара, в сосняке-кисличнике на стволе сосны, 13.10.67.

Bacidia DNot.

Sect. Bacidia (Eubacidia Zahlbr.)

B. albescens (Hepp.) Zw.

Найден впервые. Emed, Лаэва, в топяном березняке на основании березы, 20.07.68.

B. acerina (Stiz.) Arnold

Найден впервые. Eint, Лайксааре, Азуга, в снытьевом ельнике на стволе ели, 13.08.65; Eint, Килинги-Нымме, Масси, в папоротниковом ольховнике на основании ольхи черной, 10.08.68; Eint, Типу, в папоротниковом ельнике на стволе ольхи черной, 7.08.68.

B. affinis (Zw.) Vain.

Найден впервые. Emed, Лаэва, в топяном ольховнике на

основании ольхи черной, 21.07.68.

B. fuscorubella (Hoffm.) Bauch

К 5 местонахождениям прибавилось 1: Eint, Марьямаа, Хаймре, в ельнике-кисличнике на стволе ели, 20.08.67.

B. luteola (Schrad.) Mudd.

Довольно широко распространенный вид, свыше 20 местонахождений, к которым прибавились 3: Eint, Янеда, Янийне, на стволе ильма, 21.06.66; Alt, Пермискюла, в девственном лесу на стволе ясеня, 10.08.66; Alt, Авинурме, в заболоченном ельнике на стволе осины, 5.08.66.

Sect. Bilimbia DNot.

B. chlorococca (Graewe) Sandst.

К 1 местонахождению прибавились 16. Встречается на стволах и молодых веточках лиственных и хвойных пород в разных типах леса.

B. cinerea (Schaer.) Trevis.

Найден впервые. Eint, Килинги-Нымме, Масси, в топяном лесу на основании ели, 15.08.68.

B. melaena (Nyl.) Zahlbr.

К 2 местонахождениям на почве прибавились 10 на стволе или на основании сосен, реже берез в разных типах леса.

B. nitschkeana (Lahm.) Zahlbr.)

Найден впервые. Емос, Тагамыза, Вэаре, в альварном сосняке на стволе сосны, 27.07.67; Емед, Кайавере, Вял-

ги, в заболоченном сосняке на стволе сосны, 22.06.67;  
Каркси, Руту, в брусничном бору на стволе ели, 10.08.67.

B. sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.

К одному местонахождению прибавилось 1: Бор, Пыльва, Таэваская, в сосняке-кисличнике на основании сосны, 21.10.67.

Lopadium Koerb.

L. pezizoideum (Ach.) Koerb.

Найден впервые. Eint, Колу, в заболоченном ельнике на стволе ели, 13.08.66; Бор, Миссо, Парму, в ельнике-кисличнике на стволе ели, 7.08.67.

O. L e c a n o r a l e s

Acarosporaceae

Tromera Massal.

T. resinae (Fr.) Koerb.

К 1 местонахождению, известному по литературе, прибавились 7 в разных типах леса на стволе елей и сосен (на смоле): Емсс, Тагамыза, Тагала, в альварном лесу, 27.07.67; Eint, Килинги-Нымме, Масси, в топяном ельнике, 10.08.68; Eint, Типу, в топяном ельнике, 8.08.68; Emed, Эльва, в брусничном бору на стволе сосны, 20.10.67; Emed, Кяркна, Маямяэ, 24.06.68; Бор, Миссо, Парму, в ельнике-кисличнике, 8.08.67; Бор, Орава, Янтра, в брусничном бору на стволе сосны.

## Pertusariaceae

### Pertusaria DC.

#### P. amara (Ach.) Nyl.

Самый обыкновенный вид этого рода. Встречается почти на всех породах во всех типах леса.

#### P. coccodes (Ach.) Nyl.

К 33 местонахождениям прибавились 5: Елос, Тагамйза, Вээр, в альварном лесу на стволе ели, 27.07.67; Елф, Марьямаа, Рангу, в альварном ельнике на стволе ели, 19.08.67; Есур, Раквере, Роэла, в лещиновом ельнике на стволе ели, 8.08.66; Емед, Каркси, Руту, на стволе ели, 10.08.67; Еор, Миссо, Тикка, в сосняке-кисличнике на стволе березы, 7.08.67.

Растет на коре старых лиственных и хвойных деревьев главным образом в парках, на аллеях, по окраинам леса. В более освещенных типах леса встречается на стволе ели и березы.

#### P. leioplaca (Ach.) DC.

К 17 местонахождениям прибавились 2: Елнт, Лайксааре, Азуя, в снытьевом ельнике на стволе осины, 12.08.65; Есур, Раквере, Винни, в дубраве на стволе дуба, 3.09.65.

### Ochrolechia Massal.

#### O. alboflavescens (Wulf.) Zahlbr.

Найден автором в 22 местах по всей территории республики в разных типах леса на стволе хвойных пород. Предпочитает более влажные местообитания. Два раза в Вильяндийском районе около Типу найден обильно с апотециями - в сфагно-

вом сосняке на стволе сосны и в ососковом ельнике на стволе ели.

O. androgyna (Hoffm.) Arnold

Найден автором в 27 местах. Встречается на коре хвойных и лиственных пород. Предпочитает более влажные типы леса, хотя найден и в альварных лесах. Два раза найден с апотециями на стволе березы: Ёнт, Лодья, в сосняке черничнике, 11.08.65; и в сытьевом ельнике, 19.08.65; Ёнт, Типу, в осоковом сосняке, 6.08.68.

O. arborea (Kreyer) Almb.

К 4 местонахождениям прибавилось 1: Ёмос, Тагамыйза, Ваэре, в альварном сосняке на стволе сосны, 27.07.67.

O. turneri (Sm.) Hasselt.

Найден впервые. Ёор, Рьуге, Рооби, на стволе березы, 8.08.67.

Varicellaria Nyl.

V. kemensis Räs.

К местонахождениям прибавились 2 в брусничном бору на стволе сосны: Ёнт, Аэгвийду, 17.07.66; Ёор, Рьуге, Рооби, 8.08.67.

Phlyctis (Wallr.) Flot.

Ph. argena (Ach.) Flot.

Обыкновенный вид. Растет на коре лиственных и хвойных пород в разных типах леса, в парках и т.д.

Lecanoraceae

Lecanora Ach.

L. allophana (Ach.) Nyl.

Обычный вид. В гербарии свыше 40 местонахождений, из них 11 на ольхе черной, 2 на ольхе серой и 2 на ели обыкновенной (Трасс, 1967).

L. cadubriae (Massal.) Hedl.

К 1 местонахождению прибавились 4: Einf, Мярьямаа, Паэкула, в заболоченном вересковом сосняке на стволе сосны, 11.08.67; Einf, Мярьямаа, Ваймийза, в альварном сосняке на стволе ели, 21.08.67; Eint, Килинги-Ньеме, Масси, в болотном сосняке на стволе сосны, 11.08.68; Eint, Каркси, Кюти, в заболоченном вересковом сосняке, 11.08.67 (4 экз.).

Встречается в редкостойных освещенных сосновых лесах.

L. carpinea (L.) Vain.

Обычный вид. В гербарии свыше 50 местонахождений, среди которых 43 на ольхе серой, 15 на ольхе черной, 10 на березе и 3 на ели (Трасс, 1967).

L. chlarona Nyl.

Встречается часто (в гербарии свыше 20 местонахождений) на коре и древесине лиственных и хвойных пород (Трасс, 1967).

L. conizaee Ach.) Nyl.

К 3 местонахождениям прибавились 3: Emed, Кяркна, Кяревере, в болотном березняке на стволе березы, 27.07.68; Emed, Лаэва, в топяном березняке на стволе и на основании

березы (6 экз.) и на стволе ольхи черной, 20.07.68; Emed, Лаэва, Хийре, в топяном лесу на стволе березы, 11.06.68.

Встречается очень низким покрытием в мокрых лиственных лесах на березе и ольхе черной.

L. expallens Ach.

К 1 местонахождению прибавились 12. Встречается в редкостойных, хорошо освещенных хвойных лесах (от сухих до мокрых) на стволе сосны. Только один раз найден на ели.

L. pallida (Schreb.) Rabenh.

К 6 местонахождениям прибавились 5: Eint, Килинги-Нымме, Масси, в болотном березняке на стволе березы и ольхи черной, 11.08.68; Eint, Типу, в осоковом березняке на березе, 6.08.68; Emed, между Кяркна и Мурру, в топяном лесу на стволе ольхи черной, 24.06.68; Emed, Лаэва, в топяном лесу на стволе ольхи черной, 21.07.68; Alt, Авинурме, в ельнике-кисличнике на стволе ольхи черной, 6.08.66.

L. pinastri (Schaer.) H. Magn.

К 15 местонахождениям прибавились 5 на стволе и ветвях сосны: Lh, Хяэдемээсте, Орайне, в брусничном бору, 18.08.65; Einf, Ания, Кехра, в заболоченном вересковом сосняке, 1.06.67; Einf, Мярьямаа, Пяэрдугу, в ельнике-кисличнике, 24.08.67; Eint, Аэгвийду, Янеда, в брусничном бору, 27.07.66; Emed, Кайавере, Веду, в брусничном бору, 24.06.67.

L. varia (Ehrh.) Ach.

К 15 местонахождениям прибавились 3: Емос, Кууснымме, Паписааре, в альварном лесу на стволе сосны, 26.07.67; Einf,



Ания, Кехра, в заболоченном вересковом сосняке на стволе сосня, 1.06.67; Вастселийна, Лоози, в брусничном бору на стволе березы, 3.08.67;

Как эпифит встречается в редкостойных освещенных лесах с разной степенью влажности.

Lecania Massal.

L. prasinoides Elenk.

Найден впервые. Emed, Лаэва, в топяном ольховнике на основании ольхи черной, 21.07.68.

Haematomma Massal.

H. coccineum (Dicks.) Koerb.

В Эстонии до сих пор найден на валунах (6 местонахождений) (Трасс, 1967). По Альмборну (Almborn, 1952) встречается часто и на старых стволах. Einf, Яарья, в сытьевом березняке на ольхе черной, 18.08.65; Eint, Типу, в топяном ельнике на стволе клена, 8.08.68; Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68; Emed, Кайавере, Веду, на сосне, 21.06.67; Eor, Ярв-селья, Хааваметса, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 13.06.65.

Parmeliaceae

Parmeliopsis Nyl.

P. aleurites (Ach.) Nyl.

Найден во всех частях республики, но не часто. Растет на стволах сосен (особенно в олигомезотрофных болотных сосняках), реже на коре лиственных пород (Трасс, 1967).

P. ambigua (Wulf.) Nyl.

Обыкновенный вид по всей территории. Растет преимущественно на основании сосен, реже на стволах ели и березы. Один раз найден обильно с апотециями: Бор, Илуметса, Палу, в брусничном бору на основании сосны, 1.08.67.

P. hyperopta (Ach.) Arn.

Встречается местами на коре сосен и елей, реже на березе.

Hyrogymnia (Nyl.) Räs.

H. physodes (L.) Räs.

Очень широко распространенный и массовый вид во всех частях республики. Растет на коре разных пород (особенно сосны, ели, березы), но и на древесине и других субстратах.

H. tubulosa (Schaer.) Krog

Найден во всех частях республики, обычно в малом количестве. Растет на хвойных породах, особенно на ветвях, реже на коре лиственных пород.

Parmelia Ach.

P. aspera Massal.

Встречается часто, известен более или менее из всех частей республики. Растет на коре лиственных, реже хвойных пород, иногда на древесине (Трасс, 1967). В лесу более часто встречается на ветвях деревьев в разных типах леса.

P. laetevirens (Flot.) Rosend.

Обычный вид по всей территории. Растет на коре листвен-

ных пород (особенно ольхи), реже на хвойных в разных типах леса.

P. olivacea (L.) Ach.

Один из более обыкновенных видов этого рода. Растет на коре, берез, ольхи черной и других лиственных пород, реже на хвойных.

P. saxatilis (L.) Ach.

Очень часто встречающийся вид. Растет на камнях, но попадает и на коре деревьев (4 местонахождения): Eint, Таали, на березе и ели, 20.08.65 и 28.08.65; Eint, Лайксааре, Азуя, на ели и осине, 16.08.65; Eint, Килинги-Нымме, Масси, 11.08.68; Eint, Тигу, на ели, 7.08.68.

P. sulcata Tayl.

Один из наиболее обыкновенных эпифитных лишайников в Эстонии. Растет на коре лиственных пород (ольхи, березы), реже на хвойных в более освещенных частях ствола.

Menegazzia Massal.

M. pertusa (Schränk) Stein

К известным до сих пор 10 местонахождениям прибавилось 4: Eint, Килинги-Нымме, Масси, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 15.08.68; Eint, Тигу, в топяном лесу на стволе ели и березы, 7.08.68; Emed, Кярна, Мурру, в топяном лесу на ольхе черной, 24.06.68; Emed, Кярере, Лаава, в топяном лесу на ольхе черной, 21.07.68.

К.А.Рассадина (1968) отмечает, что в равнинных условиях встречается на коре лиственных пород, но в эстонской

ССР найден и на ели и сосне.

Cetraria (Ach.) Th. Fr.

C. chlorophylla (Willd.) Vain.

Найден во всех частях республики. Растет на коре различных пород (ели, сосны, березы), особенно на стволах выше 2 метров и на веточках.

C. glauca (L.) Ach.

Очень обыкновенный вид. Растет на коре различных хвойных и лиственных пород.

C. pinastri (Scop.) S. Gray

Обыкновенный вид. Растет особенно часто на основании сосен и берез.

C. sepincola (Ehrh.) Ach.

Встречается довольно часто на ветвях различных древесных пород (реже на стволах); особенно на ветвях березы на низинных болотах.

Usneaceae

Evernia Ach.

E. furfuraceae (L.) Mann.

Очень обыкновенный, постоянный и характерный вид по всей территории на стволах сосны (особенно выше 2 метров). Встречается и на других хвойных и лиственных породах.

E. prunastri (L.) Ach.

Очень широко распространенный вид. Растет на стволах лиственных и хвойных пород. Обильнее в более освещенных местах.

Alectoria Ach.

A. implexa (Hoffm.) Nyl.

Самый обыкновенный вид этого рода. Растет на стволах и ветвях различных древесных пород, особенно хвойных.

A. jubata (L.) Ach.

Обычный вид, растет преимущественно на стволах хвойных пород (выше 2 метров).

Ramalina Ach.

R. farinacea (L.) Ach.

Очень обыкновенный вид на различных субстратах. В глубине леса найден более часто на основании елей.

R. fastigiata (Liljeb.) Ach.

Обыкновенный вид. Встречается на коре различных лиственных и хвойных пород в разных типах леса.

R. minuscula Nyl.

К 12 местонахождениям прибавилось 1: Емед, Кяркна, Лаэва, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 21.07.68.

Usnea Wigg.

U. comosa (Ach.) Vain.

Обычный вид. Растет главным образом на стволах и ветвях хвойных (особенно сосны), реже лиственных пород (березы) в разных типах леса.

U. dasycarpa (Ach.) Hornem.

Обычный вид, произрастающий на стволах и ветвях хвой-

ных (ели, сосны) и лиственных пород.

U. glabrescens (Nyl.) Räs.

Var. glabrescens

Встречается довольно часто. Растет на коре хвойных (сосны, ели) и лиственных (березы, ольхи) пород.

Var. glabrella Mot.

Найден в 11 местообитаниях на коре сосны (6 экз.), ели (4 экз.) и березы (1 экз.).

U. hirta (L.) Wigg.

Очень обыкновенный вид. Растет на стволах и ветвях деревьев.

U. laricina Vain.

К 3 местообитаниям прибавились 2: Емед, Каркси, Руту, в брусничном бору на стволе березы, 10.08.65; Емед, Вара, в ельнике черничнике на стволе ели, 9.06.67.

U. scabrata Nyl.

К 3 местонахождениям прибавилось 1: Еint, Аэгвийду, в заболоченном вересковом сосняке на стволе сосны, 1.07.67.

O. C a l o p l a s a l e s

Caloplacaceae

Caloplaca Th. Fr.

C. chrysophthalma Degel.

Найден впервые на окраине альварного леса на стволе сосны: Емос, Тагамыйза, Вээр, 27.07.67.

O. B u e l l i a l e s

Buelliaceae

Buellia DNot.

Sect. Buellia (Subuellia Koerb.)

B. disciformis (Fr.) Mudd.

К 13 местонахождениям прибавились 4: Eint, Яэря, в снытьевом березняке на стволе ольхи черной, 18.08.65; Eint, Килинги-Нымме, Масси, в топяном березняке на стволе березы, 13.08.68; Emed, Кяркна, Лаэва, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 21.07.68 (5 экз.); Eor, Ярвселя, на стволе осины, 27.09.65.

B. insignis (Naeg.) Th. Fr.

К 3 местонахождениям прибавились 3: Einf, Мярьямаа, Ваймийва, в брусничном бору на стволе ели, 21.08.67; Курси, Сауэ, на стволе осины, 17.06.66; Alt, Авинурме, в заболоченном вересковом сосняке на стволе ели, 7.08.66.

B. punctata (Hoffm.) Massal.

К 13 местонахождениям прибавилось 3: Einf, Килинги-Нымме, Масси, в ельнике-кисличнике на основании березы, 15.08.68; Emed, Сааре, между Сыру и Пала, в топяном ольховнике на стволе ольхи черной, 27.07.68; Emed, Кяркна, Лаэва, в топяном ольховнике на основании ольхи черной, 21.07.68.

B. schaeereri DNot.

К 2 местонахождениям прибавились 2 на основании сосны. Емо:, Кууснымме, Паписааре, в альварном сосняке,

24.07.67; Einf, Мярьямаа, Паэюла, в заболоченном вересковом сосняке, 18.08.67.

Sect. Diplotomma Th. Fr.

B. griseovirens (Turn. et Borr.) Almb.

К 20 местонахождениям прибавились 5. Обычный вид, но мало собран. Растет на стволе лиственных, реже хвойных пород.

LICHENES IMPERFECTI

Lepraria Ach.

L. aeruginosa (Wigg.) Sm.

Очень обыкновенный вид. Растет на коре деревьев различных пород в тенистых лесах.

L. candelaris (L.) Fr.

Обыкновенный вид. Особенно часто и обильно в альварных лесах на коре елей.

ЛИТЕРАТУРА

Рассади́на К.А., 1968. Лишайники сем. Parmeliaceae в СССР.

Пятый симпозиум микологов и лихенологов Прибалтийских республик. Вильнюс.

Сымермаа А.-Л., 1968. Лишайники на хвойных породах в Эстонской ССР. Там же.

Трасс Х.Х., 1967. Анализ лихенофлоры Эстонии. 1. Рукопись.

Almborn, O., 1952. A key to the sterile corticolous crustaceous lichens occurring in South Sweden. Bot. Not. 1952, 3.

Grummann, V., 1963. Catalogus lichenum Germaniae. Stuttgart.



Lippmaa, T., 1935. Eesti geobotaanika põhijooni. Acta Inst.  
et hort. Bot. Univ. Tart., 4, 3-4. Tartu.

Sõmermaa, A.-L., 1967. Huvitavaid liike Eesti NSV metsade  
epifüütsete samblike floorast. VIII Eesti Loodusuurija-  
te Päeva ettekannete teesid. Tartu.

E P I P H Y T I C   L I C H E N S   F O U N D  
I N   M A I N   F O R E S T   T Y P E S   O F  
E S T O N I A

A.-L. Sõmermaa

S u m m a r y

The purpose of the present study was to establish the specific composition of the lichen flora in main forest types in Estonian S.S.R. and the regularities of distribution of individual species. The lichen flora of following trees growing in depths of forests was studied: *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh. and *Alnus glutinosa* (L.) J. Gaertn.

Species are listed accordingly to system by V. Grummann (1963). Only the author's collections and identifications are included in the list. The author has found 30 species new for Estonian lichen flora. That makes total 699 species of lichens in Estonian S.S.R.

Я. В. ТООМ

## НОВЫЙ ПРИНЦИП СЕЛЕКЦИИ В С Д О Р О С Л Е Й

Интенсивность метаболизма организма определяется степенью согласованности функционирования многих систем. Эти системы обеспечивают поступление веществ и источников энергии в организм, процессы дыхания, биосинтез и выделение побочных продуктов. При интродукции природной формы в лабораторные и производственные условия появляется возможность исключения ряда неблагоприятных факторов среды. Число необходимых программ осуществления метаболизма в этом случае сократится и появится балластный генетический материал. Последний может оказаться запасным фондом для пополнения числа генов, которые регулируют метаболизм в новых условиях /Квитко, 1966/.

Получение перспективных мутантов с узкой нормой реакции для автотрофных культур /особенно для строго управляемых культур проточного типа/ теоретически не трудно, так как норма реакции природных штаммов по данным литературы /Квитко, 1966/ обычно широка. Эти штаммы обладают возможностями регуляции метаболизма по многим программам.

Часто генетический материал штамма, к сожалению, не имеет в потенции всех программ, осуществление которых необходимо для успешной регенерации сточных вод. Это понятно, т.к. для автотрофных культур основным типом метаболизма является фотосинтез. В культурах с добавлением сточной жидкости главными типами метаболизма являются кроме фотосинтеза еще фотогетеротрофия, гетероавто-автогетеротрофия, иногда и первичная гетеротрофия /Тоом, 1968а/. В этих условиях возможны еще фоторедукция, хеморедукция и гетеротрофная ассимиляция углекислоты. Значение отдельного типа с временем культивирования часто изменяется.

Для осуществления таких многообразных программ штаммы водорослей должны иметь широкую норму реакции. Выявление таких таксонов в лабораторных условиях является очень трудоемкой задачей.

Сказывается, что объем экспериментальной работы можно уменьшать путем теоретического отбора таксонов при селекции. Имеются некоторые ссылки на связь между продуктивностью автотрофной культуры и термофильностью /Арутюнян, 1966; Горюнова, Овсянникова, 1962/, распространением или биотопом таксона /Горюнова, Овсянникова, 1962; Смирнов, 1961; Трухин, 1964; 1966/. Для первичного отбора штаммов, пригодных в регенерации воды не существует теоретической основы.

В настоящей статье использованы для решения вышеуказанной проблемы данные о сапробности водорослей. Это предложение имеет довольно веские основания.

I. Высокая сапробность в данном случае не указывает,

что таксон обязательно употребляет органические вещества сточных вод. Но, во всяком случае, резистентность таксона в отношении повышенных концентраций органического вещества в среде должна быть высокой. Последнее является уже обязательной предпосылкой для интенсивного употребления органических веществ.

2. Вода с повышенной сапробностью является хорошим местообитанием для многочисленных бактерий. Поэтому водоросли таких вод должны быть резистентными в отношении сопутствующей микрофлоры. Последнее является одним из основных требований при отборе перспективных штаммов /Владимилова, Семененко, Ничипорович, 1962; Арутюнян, 1966/.

3. Более сапробные таксоны, в первую очередь, являются органофилами. Органофилы обычно отличаются высокой продуктивностью /Горюнова, Овсянникова, 1962/. Это очевидно связано с широкой нормой реакции природных штаммов такого типа. Поэтому предложенная в инструкциях /Владимилова, Семененко, 1962/ селекция перспективных штаммов только на минеральных средах кажется нецелесообразной и для автотрофных культур.

Остается выяснить, какая сапробность характерна для отдельных систематических группировок и с какими признаками это связано. Иными словами - какие систематические группировки и с какими признаками являются перспективными при очистке сточных вод, какие из них имеют широкую норму реакции вообще.

Для решения вышеуказанной проблемы автором собран материал литературы о сапробности 325 таксонов водорослей

/Kolkwitz,Marsson,1908; Долгов,1926; Долгов,Никитинский, 1927; Жадин,Родина,1950; Коршиков,1953; Киселев,1954; Попова,1955; Дедусенко-Шеголева,Матвиенко,Шкорбатов,1959; Скабичевский,1960;;Топачевский,Оксюк,1960; Liebmann, 1962 и др./. Все данные нанесены на перфокарты, а потом обработаны методом ридит-анализа /Gross,1958/. Ридиты сапробных классов были определены уже раньше /Тоом,1967а/. Доверительные интервалы вычислялись при 95%-ном уровне значимости, что в биологии считается достаточно надежным

Оказалось, что для регенерации воды /и первичной селекции продуктивных автотрофных таксонов/ перспективны /степень наклонности к повышенным значениям сапробности выражены ридитом с весом 0.50/:

#### 1. Отделы

- Суанophyta     /0.63  $\pm$  0.06/;
- Euglenophyta /0.55  $\pm$  0.04/;
- Chlorophyta   /0.53  $\pm$  0.04/ /Тоом,1967а/.

#### 2. Водоросли стоячих вод /0.50 $\pm$ 0.02/, особенно

- Суанophyta     /0.59  $\pm$  0.05/;
- Euglenophyta /0.55  $\pm$  0.04/;
- Chlorophyta   /0.53  $\pm$  0.04/ /Тоом,1967а/.

#### 3. Почвенные водоросли /0.62 $\pm$ 0.07/, особенно

- Chlorophyta   /0.87  $\pm$  0.50/;
- Euglenophyta /0.68  $\pm$  0.16/;
- Суанophyta     /0.61  $\pm$  0.11/ /Тоом,1969а/.

#### 4. Бентосные водоросли /0.61 $\pm$ 0.04/, особенно

- Суанophyta     /0.79  $\pm$  0.10/;

Euglenophyta /0.63 ± 0.09/;

Pyrrophyta /0.59 ± 0.34/ /Тоом, 19676/.

5. Половым способом размножающиеся водоросли /0.58 + 0.04/.

6. Половым способом размножающиеся зеленые водоросли, у которых характерно

гетерогамия /0.73 + 0.16/;

гологамия /0.66 + 0.19/;

изогамия /0.65 + 0.08/ /Тоом, 1969в/.

7. Водоросли, характерный тип строения которых

монадный /0.56 + 0.03/;

нитчатый /0.54 + 0.04/ /Тоом, 19686/.

В культурах с добавлением сточной жидкости концентрация органических веществ за время культивирования изменяется. Поэтому желательно в селекции водорослей для очистки сточных вод работать с явными эврисапробами.

Полисапробы отсутствуют в олигосапробной зоне. Значит, органическое вещество или другие факторы, связанные с повышенной сапробностью, являются необходимыми для водорослей полисапробных вод. Олигосапробы, наоборот, не встречаются в полисапробной зоне. Они, по-видимому, существенно не зависят от органического вещества и поэтому не пригодны для осуществления наших целей. Таксоны классов средней сапробности часто являются эврисапробами /Тоом, 19696/. Часть из них может жить и в поли- или олигосапробной зоне. Поэтому они заслуживают особого внимания в селекции водорослей для очистки сточных вод.

Математическая обработка данных экологии и систематики

дает несомненно много нового для селекции ценных штаммов водорослей. Первые, но многочисленные успехи в селекции водорослей до сих пор сделаны на основе более или менее случайных открытий. О десятках тысячах таксонах экспериментаторы не имеют в этом отношении никакого представления. Такая обширная работа требует сосредоточения внимания на возможности выделить перспективные группировки таксонов более быстрыми методами.

В настоящей статье была сделана попытка численно охарактеризовать водоросли по степени их пригодности /величиной ридита сапробности/ для очистки сточных вод. Такие таксоны /с широкой нормой реакции/ желательны и в селекции автотрофных культур.

#### ЛИТЕРАТУРА

Арутюнян Н.П., 1966. Культивирование одноклеточных зеленых водорослей. Ереван.

Владимирова М.Г., Семененко В.Е., 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.

Владимирова М.Г., Семененко В.Е., Ничипорович А.А., 1962. Сравнительное изучение продуктивности водорослей. В сб. "Проблемы космической биологии", 2. М.

Горюнова С.В., Овсянникова М.Н., 1962. О методах выделения из природы активных штаммов хлореллы. Микробиол., 30, 3.

Делусенко-Шеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А., 1959. Зеленые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 8. М.-Л.

- Долгов Г.И., 1926. Изменения и дополнения к списку сапробных организмов Кольквитца и Марссона. Русск. гидробиол. журн., 5, 5-6.
- Долгов Г.И., Никитинский Я.Я., 1927. Гидробиологические методы исследования вод. В сб. "Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод". Постоянное бюро Всесоюзн. водопр. и сан.-техн. съездов, 75.
- Жалин В.И., Родина А.Г., 1950. Биологические основы водоснабжения и очистки сточных вод. Жизнь пресных вод СССР, 3.
- Квитко К.В., 1966. Перспективы использования мутантов одноклеточных водорослей при контролируемых условиях культивирования. В сб. "Управляемый биосинтез". М.
- Киселев И.А., 1954. Пирофитовые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 6. М.
- Коршиков О.А., 1953. Визначник прісноводних водоростей УРСР, 5. Київ.
- Попова Т.Г., 1955. Эвгленовые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 7. М.
- Скабичевский А.П., 1960. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.
- Смирнов Н.Н., 1961. Географическое распространение протококковых водорослей как обоснование выбора объектов массового культивирования. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. культивир. одноклет. водор. Л.
- Тоом Я.В., 1967а. Культивирование водорослей на некоторых отходах пищевой промышленности. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тарту.



- Тоом Я.В., 1967б. О сапробности водорослей планктона и бентоса. Укр. бот. журн., 24, 4.
- Тоом Я.В., 1968а. О типах метаболизма и трофики у водорослей. Учен. зап. ТГУ. Тр. бот., 8.
- Тоом Я.В., 1968б. Типы строения и сапробность водорослей. Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 17, 4.
- Тоом Я.В., 1969а. Сапробность почвенных водорослей. Укр. бот. журн., 26 /в печати/.
- Тоом Я.В., 1969б. Стено- и эврисапробные водоросли. Учен. зап. ТГУ. Тр. бот., 9.
- Тоом Я.В., 1969в. Типы размножения и сапробность водорослей. Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 18, 1.
- Топачевский О.В., Оксіук О.П., 1960. Визначник прісноводних водоростей УРСР, II. Київ.
- Трухин Н.В., 1964. Продуктивность протококковых водорослей, выделенных из различных географических районов. Автореф. дисс. канд. биол. н. М.
- Трухин Н.В., 1966. Сравнительная оценка продуктивности роста протококковых водорослей в условиях массовой культуры. В сб. "Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах". М.-Л.
- Bross, I.D.J., 1958. How to use ridit analysis. Biometrics, 14, 1.
- Kolkwitz, R., Marsson, M., 1908. Oekologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26, 7.
- Liebmann, H., 1902. Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. 1. Jena.

# NEW PRINCIPLE FOR THE SELECTION OF ALGAE

J. Toom

## S u m m a r y

A new principle for the selection of organophilic algae is suggested in this paper. The author has tried to correlate the data on the saprobity of algae with the general trend of their metabolism. For this end, the data collected on the saprobity of algae were treated by the ridity-analysis method. A high degree of saprobity points to the resistance of the organisms to organic substances, which is an important prerequisite for the assimilation of latter. It seems that the organophilic trend of algae is closely connected with the productivity of algae and with their resistance to bacteria. Therefore the selection of algae only on the basis of a mineral solution is not advisable for the selection of autotrophic strains.

The taxons of algae were non-uniformly distributed according to saprobity classes. For the selection of organophilic algae and autotrophic taxons the following groupings are suggested (the degree of saprobity is reflected by ridity): 1) phyla Cyanophyta ( $0.63 \pm 0.06$ ), Euglenophyta ( $0.55 \pm 0.04$ ), Chlorophyta ( $0.53 \pm 0.04$ ); algae of stagnant waters ( $0.50 \pm 0.02$ ), particularly Cyanophyta ( $0.59 \pm 0.05$ ), Eugle-

nophyta ( $0.55 \pm 0.04$ ), Chlorophyta ( $0.53 \pm 0.04$ ); soil algae ( $0.62 \pm 0.07$ ), particularly Chlorophyta ( $0.87 \pm 0.50$ ), Euglenophyta ( $0.68 \pm 0.16$ ), Cyanophyta ( $0.61 \pm 0.11$ ); benthos algae ( $0.61 \pm 0.04$ ), particularly Cyanophyta ( $0.79 \pm 0.10$ ), Euglenophyta ( $0.63 \pm 0.09$ ), Pyrrophyta ( $0.59 \pm 0.34$ ); algae of the sexual multiplication type ( $0.58 \pm 0.04$ ); monad algae ( $0.56 \pm 0.03$ ), filamentous algae ( $0.54 \pm 0.04$ ); eury saprobes.

The conclusions arrived at by the author call for experimental check-up.

А. В. ТООМ

СТЕНО- И ЭВРИСАПРОБНЫЕ  
ВОДОРОСЛИ

Водоросли являются хорошими индикаторами загрязнения вод /Kolkwitz,Marsson, 1908; Долгов,1926; Долгов,Никитинский,1927; Жадин,Родина,1950;Liebmann, 1962; Тоом,1967 и др./. Нужно подчеркнуть, что удобнее работать с такими индикаторными организмами, которые имеют строго ограниченную и узкую зону сапробности, т.е. с явными стеносапробами. Не все водоросли имеют такие свойства. Довольно часто организмы могут жить и размножаться в широком диапазоне условий местообитания. Они обладают возможностью регуляции метаболизма по многим вариантам. Благодаря явлениям репрессии лишь относительно небольшое количество генов функционирует в клетке в любой момент /Квитко,1966/. Поэтому нас интересуют в данном случае границы возможностей генотипа водорослей по отношению сапробности водоемов.

Автором обработаны при помощи перфокарт многие данные о сапробности водорослей /Kolkwitz,Marsson, 1908; Долгов, 1926; Долгов,Никитинский,1927; Жадин,Родина,1950; Коршиков, 1953; Киселев, 1954; Попова,1955; Дедусенко-Щеголева, Мат-

виенко, Шкорбатов, 1959; Топачевский, Оксик, 1960; Liebmann, 1962 и др./. В распоряжении его были данные о нахождении разных видов в 325 случаях в пределах различных зон сапробности /табл./.

Т а б л и ц а

Классы сапробов	I	2	3	4	Эври-сапр.	Стено-сапр.
I. Полисапробы	16	5	3	0	5	11
2. $\alpha$ -мезосапробы	5	54	25	10	31	23
3. $\beta$ -Мезосапробы	3	25	126	31	59	67
4. Олигосапробы	0	10	31	129	41	88

По данным таблицы и соответствующей литературы можно сделать следующие выводы:

1. Полисапробы отсутствуют в олигосапробной зоне /табл./. Значит, органические вещества или другие факторы, обуславливающие повышенную сапробность, являются не только выносимыми, но и необходимыми для данных водорослей.

2. Олигосапробы не встречаются в полисапробной зоне /табл./. Они, по-видимому, могут жить без существенного употребления органического вещества извне. Для них существует предельная концентрация органических веществ /или другие факторы/, которая не позволяет этим таксонам существовать в водах с повышенной сапробностью.

3. Можно предполагать, что таксоны классов средней сапробности являются более эврисапробными, чем представители остальных классов /пр. часть табл./. Следовательно,

водоросли как индикаторы больше всего пригодны для ограничения олиго- и полисапробной зоны водоема.

4. В хозяйственном и в санитарном отношении самыми нежелательными являются поли- и  $\alpha$ -мезосапробные воды. Индикаторами таких вод являются следующие стеносапробы:

а/ Стенополисапробы - *Anabaena constricta* /Szaf./ Geitl., *Carteria multifilis* /Fres./ Dill., *Euglena texta* /Duj./ Hübner, *Fragilaria magocsyi* Lacsony., *Oscillatoria chlorina* Kütz., *O. lauterbornii* Schmidle, *Pedinopera robusta* Matw., *Phacus pleuronectes* /Ehr./ Duj. var. *hyalinus* Klebs, *Polytoma uvella* Ehr., *Spirulina jenneri* /Stizenb./ Geitl., *Thorakomonas irregularis* Korsch.

б/ Стено- $\alpha$ -мезосапробы - *Astasia klebsii* Lemm., *Chlamydomonas debaryana* Gorosch., *Chl. ehrenbergii* Gorosch., *Chlorella vulgaris* Beyer., *Chlorococcum infusionum* /Schrank Menegh., *Closterium acerosum* Ehr., *Cl. leibleinii* Kütz., *Hantzschia amphioxys* /Ehr./ Grun., *Navicula viridula* Kütz., *Nitzschia fonticola* Grun., *N. palea* /Kütz./ W.Sm., *Oscillatoria brevis* Kütz., *O. chalybea* Mert., *O. formosa* Bory, *O. princeps* Vauch., *O. splendida* Grev., *O. tenuis* Ag., *Phormidium autumnale* Gom., *Ph. foveolarum* Gom., *Ph. uncinatum* Gom., *Spondylomorpha quaternarium* Ehr., *Stauroneis acuta* W.Sm., *Ulothrix subtilis* Kütz.

5. Таксонов, встречающихся в трех зонах сапробности, не совсем целесообразно включать в список индикаторных организмов. Такими видами являются: *Chlorogonium euchlorum* Ehr., *Colacium vesiculosum* Ehr., *Euglena proxima* Dang., *E.*

tripteris /Duj./ Klebs, Euglenopsis vorax Klebs, Glenodium berolinense /Lemm./ Lind., Gymnodinium aeruginosum Stein, Lepocinclis fusiformis /Carter/ Lemm., L. ovum /Ehr./ Mink., Pediastrum boryanum /Turp./ Menegh., Synedra ulna /Nitzsch/ Ehr., Tussetia polytomoides Pasch.

6. В культурах водорослей с добавлением сточной жидкости концентрация органических веществ за время культивирования изменяется /употребление и выделение веществ организмами/. Поэтому желательно в селекции водорослей работать с явными эврисапробами, особенно с представителями средних сапробных классов. У них норма реакции вообще широка.

Вышеприведенные выводы сделаны на основе данных литературы. Поэтому качество их зависит от использованных работ. Для более точных выводов нужна обширная экспериментальная работа.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А., 1959. Зеленые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 8. М.-Л.
- Долгов Г.И., 1926. Изменения и дополнения к списку сапробных организмов Кольквитца и Марссона. Русск. гидробиол. журн., 5, 5-6.
- Долгов Г.И., Никитинский Я.Я., 1927. Гидробиологические методы исследования вод. В сб. "Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод". Постоянное бюро

- Всесоюзн. водопр. и сан.-техн. съездов, 75.
- Жадин В.И., Родина А.Г., 1950. Биологические основы водоснабжения и очистки сточных вод. Жизнь пресных вод СССР, 3.
- Квитко К.В., 1966. Перспективы использования мутантов одноклеточных водорослей при контролируемых условиях культивирования. В сб. "Управляемый биосинтез". М.
- Киселев И.А., 1954. Пирофитовые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 6. М.
- Коршиков О.А., 1953. Визначник прісноводних водоростей УРСР, 5. Київ.
- Попова Т.Г., 1955. Эвгленовые водоросли. Опр. преснов. водор. СССР, 7. М.
- Скабичевский А.П., 1960. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М.
- Тоом Я.В., 1967. Культивирование водорослей на некоторых отходах пищевой промышленности. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тарту.
- Топачевский О.В., Сксіюк С.П., 1960. Визначник прісноводних водоростей УРСР, II. Київ.
- Kolkwitz, R., Marsson, M., 1908. Oekologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26, 7.
- Liebmann, H., 1962. Handbuch der Frischwasser- und Abwasserbiologie. 1. Jena.



# STENO- AND EURYSAPROBIC

## ALGAE

J. Toom

### S u m m a r y

As indicator organisms stenosaprobies are more suitable than euryasaprobies. To ascertain stenosaprobies, data available in the literature concerning the saprobity of 325 taxons of algae were used. The materials collected were treated statistically.

Polysaprobies do not occur in the oligosaprobic zone. This fact points to the resistance of polysaprobies to organic substances and to the factors related to the high saprobity of the medium. The author has arrived at the conclusion that these factors are important prerequisites for the existence of polysaprobies.

Oligosaprobies do not occur in the polysaprobic zone. They are, probably, able to exist without an essential amount of organic substances in the medium.

A list of the stenopolysaprobies /4a/, steno- $\alpha$ -meso-saprobies /4b/ and taxons not suitable to serve as indicator organisms /5/ is presented in this paper.

For the selection of algae the euryasaprobies are suggested.

The conclusions arrived at by the author call for experimental check-up.

М. В. ТООМ-МЯННИК

КРИТЕРИИ ОТБОРА ШТАММОВ  
ХЛОРЕЛЛЫ ДЛЯ МАССОВЫХ  
КУЛЬТУР

Выращивание массовых культур хлореллы, а также других протококковых водорослей, является перспективным во многих отраслях народного хозяйства /очистка сточных вод, получение ценного органического сырья, пища зооплактона и молоди рыб, пополнение кормовых рационов животных и т. д./.

Первоначальной задачей осуществления промышленного разведения культуры хлореллы является выделение из природы и получение селекционными методами подходящих для массового выращивания штаммов хлореллы.

Э. Н. Ваулина, В. А. Шевченко и И. Д. Аникеева /1966/ подразделяют селекционную работу с водорослями на два этапа:

1/ первичная селекция /сбор проб в природе, выделение из них нужных видов и форм для дальнейшей работы/;

2/ мутационная селекция /индуцированное получение, отбор и испытание мутантов/.

В общем, отбор штаммов хлореллы должен проводиться в соответствии с теми задачами, которые намечаются при дальнейшем выращивании водорослей, т. е. детальное изучение культур в лаборатории следует вести в условиях, максимально соответствующих условиям их культивирования в производстве /Владимирова, Семененко, 1962/.

В следующем будут приведены основные критерии селекции новых штаммов хлореллы для массовых культур.

I. Высокая биологическая продуктивность. Это свойство штаммов хлореллы зависит прежде всего от интенсивности размножения водорослей в данных условиях среды. Опытами установлено, что продолжительность жизненного цикла у хлореллы зависит от вида и даже от штамма. Но при этом следует помнить, что на скорость прохождения фаз развития влияют и условия культивирования. Количество автоспор /2, 4, 8 или 16 автоспор на одну клетку/ изменяется в связи с изменениями температуры, интенсивности освещения и качества света /Минькова, 1966/. Следовательно, в зависимости от условий опыта, могут продуктивнее оказаться то одни, то другие штаммы хлореллы. В определенной мере могут повлиять предыдущие, многолетние условия сохранения культур на разных питательных средах /Владимирова, Игнатьевская, Райков, 1966/. Поэтому оценка продуктивности и других свойств испытуемых штаммов должна проводиться в определенных, в стандартных условиях или культуры необходимо сравнивать во всех опытах с эталонными штаммами /Владимирова, Семененко, 1962; Владимирова, Семененко, Ничипорович, 1962; Felföldy, 1964/, желательно в логарифмической фазе роста.

рифмической фазе роста интенсивной культуры /Ваулина, Ани-  
кеева, 1965/. Для получения точных данных о продолжитель-  
ности цикла развития, количестве автоспор, влиянии света  
на деление клеток и т. д. Л. В. Спекторова /1965/ предла-  
гает выращивать водорослей в синхронных культурах.

Индикаторами быстрого роста считается употребление ор-  
ганических источников углерода и азота, и термофильность  
штаммов хлореллы /Арутюнян, 1966; Горюнова, Овсянникова,  
1962/. Так, например, интенсивность фотосинтеза у термофи-  
лов в условиях насыщенного света оказывается приблизи-  
тельно в 4 раза больше, чем у мезофилов в таких же условиях  
/Sorokin, 1959/.

II. Термофильность. Учитывая определенную связь меж-  
ду выносливостью хлореллы к повышенной температуре и интен-  
сивностью роста, термофильные штаммы хлореллы оказываются  
перспективнее мезофильных штаммов для выращивания их в мас-  
совых культурах. Кроме того, необходимо учесть, что на фо-  
тосинтез используется всего 20-25% от поглощенной радиации,  
а остальная часть трансформируется в тепловую энергию, от  
чего температура суспензии неизбежно повышается /Владими-  
рова, Семененко, Ничипорович, 1962/. Следовательно, легче и  
экономнее культивировать термофильные штаммы чем мезофиль-  
ные.

III. Светочувствительность. Исходя из того, что ско-  
рость роста зависит от интенсивности света необходимо обра-  
тить особое внимание на выделение светолубивых водорослей,  
имеющих высокую фотосинтетическую продуктивность /Владими-

рова, Семененко, Ничипорович, 1962/. Вместе с тем нужно иметь в виду, что в густых суспензиях клетки находятся в неодинаковых условиях освещения, попадая периодически в зоны сильного или слабого освещения. В таких условиях более подходящими оказываются штаммы, которые сохраняют высокую фотосинтетическую продуктивность в довольно широком диапазоне интенсивностей света /Трухин, 1964/.

IV. Солевыносливость. При выращивании хлореллы в массовых культурах нужно предпочитать штаммы, которые хорошо выдерживают высокие концентрации питательных солей в растворах и интенсивно растут в этих условиях /Владимирова, Семененко, Ничипорович, 1962/.

V. Устойчивость к загрязнению. Это требование вытекает из специфики массовых культур и имеет значение в двух отношениях. Во-первых, водоросли должны выносить присутствие различных микроорганизмов, сохраняя способность вместе с ними расти. Во-вторых, водоросли сами должны подавлять размножение бактерий, грибов и простейших в культурах. Последнее осуществляется прежде всего интенсивностью роста водорослей в данных условиях среды. В результате этого отсутствующие микроорганизмы в культурах водорослей постепенно лишаются необходимых жизненных условий и погибают /Арутюнян, 1966/.

VI. Определенный химический состав. Одной из целей выращивания массовых культур водорослей является получение высокобелковой биомассы и ценных химических соединений аминокислоты, витамины и др./. Поэтому при выращивании

штаммов хлореллы следует обратить внимание на их химический состав и варьирование этого с изменениями условий среды /Арутюнян, 1966; Берс, 1965; Felföldy, 1964/.

#### VII. Хорошие технологические свойства культур.

1. В культурах водорослей следует избегать образования пены и выделение в значительных количествах таких антибиотических веществ, которые задерживают рост самих водорослей, например хлореллина /Арутюнян, 1966/.

2. Клетки в одной культуре должны быть сравнительно одинаковой величины. В этом случае потребуются относительно немного энергии для перемешивания суспензии и для отделения биомассы /при перемешивании суспензии крупные клетки легко оседают на дне культиватора, а при отделении биомассы от жидкости мелкие клетки отделяются с большим трудом /Арутюнян, 1966/.

Следует отметить, что величина спектра распределения клеток по размерам зависит прежде всего от интенсивности роста культур. Чем интенсивнее размножаются водоросли, тем уже спектр распределения размеров клеток, и наоборот — при медленном росте культуры спектр распределения размеров клеток широкий /Мяник, 1968/. Кроме того, имеются данные, что оседание клеток зависит от реакции питательной среды /Myers, 1947/.

При подборе подходящих штаммов хлореллы для массовых культур необходимо учитывать и закономерности, которые выяснились многими учеными при обработке экспедиционных материалов и при выращивании этих водорослей в лабораторных

условиях:

1. Как правило, автотрофные штаммы хлореллы растут в чистых, проточных водах. Гетеро- и миксотрофные штаммы встречаются на влажной, хорошо прогреваемой поверхности почвы, в лужах, в загрязненных водах и т. д. /Горюнова, Овсянникова, 1962/.

Наблюдается большое разнообразие типов углеродного питания у штаммов хлореллы. Существуют как облигатные автотрофы, так и облигатные гетеротрофы. Кроме них существует еще много промежуточных форм, которые в зависимости от изменения условий культивирования могут переключаться с автотрофного питания на гетеротрофное и наоборот /Горюнова, Овсянникова, 1962/. На свету и в присутствии органических веществ встречаются одновременно оба типа питания - фотосинтез и ассимиляция органических соединений /Минеева, 1961; Эйстер, Браун, Таннер, 1962/.

2. Частота встречаемости термофильных водорослей увеличивается с севера на юг. Термофильность штаммов хлореллы повышается в том же направлении /Трухин, 1963/. По данным Н. В. Трухина /1963/ штаммы хлореллы с повышенным температурным оптимумом /32 - 34°C/ встречаются даже в северных районах, например на Кольском полуострове. Но термофилы, оптимум роста которых при 36°C и выше, встречаются только в условиях южных районов, например в Средней Азии. Оценка частоты встречаемости термофилов показала, что их можно найти не только в горячих источниках, но и в прудах и в озерах /Трухин, 1963, 1964/.

По данным С. В. Горюновой и М. Н. Овсянниковой /1962/ термофильные штаммы хлореллы могут встречаться как среди облигатных гетеротрофов, так и среди строгих автотрофов.

3. Из работы С. В. Горюновой и М. Н. Овсянниковой /1962/ выясняется, что чем выше степень гетеротрофности штаммов хлореллы /особенно по отношению к органическим формам азота/, тем большей солевыносливостью они обладают, т. е. лучше переносят высокие концентрации питательных солей в растворах. По нашим данным /Мяник, 1968/ продуктивность штаммов хлореллы в миксо- и гетеротрофных условиях не обязательно связана с продуктивностью этой культуры в автотрофных условиях при повышенных концентрациях питательных солей в среде. Следовательно, по гетеротрофности штамма хлореллы нельзя судить о его выносливости высоких концентраций минеральных солей.

В общем, штаммы хлореллы, происходящие из Средней Азии, имеют более высокую солевыносливость, по сравнению со штаммами, выведенными из районов Севера /Трухин, 1964, 1966/.

Следует отметить, что местонахождение той или иной водоросли в природе не обязательно должно указывать на специфический биотоп или служить показателем гетеротрофности. При высыхании мелких водоемов клетки хлореллы могут переноситься ветром или птицами на большие расстояния. Хлореллу могут разносить и временные потоки /Горюнова, Овсянникова; 1962/.

В заключение необходимо сказать, что даже учтивание



всех вышеприведенных критериев не дает окончательной оценки штаммам хлореллы по их пригодности для выращивания в массовых культурах. Для выяснения этого нужно выращивать водоросли в полупроизводственных установках.

### ЛИТЕРАТУРА

- Арутюнян Н. П., 1966. Культивирование одноклеточных зеленых водорослей. Ереван.
- Ваулина Э. Н., Аникеева И. Д., 1965. Оценка продуктивности штаммов хлореллы. Генетика, 1.
- Ваулина Э. Н., Шевченко В. А., Аникеева И. Д., 1966. Некоторые методы, применяемые в селекции водорослей. Тез. докл. совещ. Совр. состояние персп. изуч. почв. водор. СССР. Киров.
- Владимирова М. Г., Игнатъевская М. А., Райков Н. И., 1966. Характеристика продуктивности штаммов одноклеточных водорослей в условиях интенсивной лабораторной и полупроизводственной культуры. В сб. "Управляемый биосинтез". М.
- Владимирова М. Г., Семененко В. Е., 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.
- Владимирова М. Г., Семененко В. Е., Ничипорович А. А., 1962. Сравнительное изучение продуктивности различных форм одноклеточных водорослей. В сб. "Проблемы космической биологии". 2. М.
- Горюнова С. В., Овсянникова М. Н., 1962. О методах выделе-

- ния из природы активных штаммов хлореллы. Микробиол., 31.
- Линькова Е. А., 1966. Изучение морфологических фаз в жизненном цикле синхронной культуры хлореллы. В сб. "Управляемый биосинтез". М.
- Минеева Л. А., 1961. Зависимость автотрофного и гетеротрофного питания одноклеточных зеленых водорослей от различных физико-химических условий. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. культивир. одноклет. водор. Л.
- Мянник /Тоом/ М. В., 1968. Первичный отбор продуктивных штаммов хлореллы. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тарту.
- Спекторова Л. В., 1965. О биологических параметрах цикла развития синхронной культуры термофильного штамма *Chlorella pyrenoidosa*. Физиол. раст., 12.
- Трухин Н. В., 1963. Сравнительная оценка приуроченности термофильных штаммов хлореллы и сценедесмуса к водоемам. Микробиол., 32.
- Трухин Н. В., 1964. Продуктивность протококковых водорослей, выделенных из различных географических районов. Автореф. дисс. канд. биол. н. М.
- Трухин Н. В., 1966. Сравнительная оценка продуктивности роста протококковых водорослей в условиях массовой культуры. В сб. "Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах". М.-Л.
- Эйстер К., Браун Т., Таннер Г., 1962. Потребность в минеральных веществах у *Chlorella pyrenoidosa* при автотрофном и гетеротрофном питании. В кн. "Микроэле-

менты". М.

Felföldy, L. J. M., 1964. Experiments to select strains for algal mass culture. *Annal. Biol. Tihany*, 3.

Myers, J., 1947. Culture conditions and the development of the photosynthetic mechanism. V. Influence of the composition of the nutrient medium. *Plant Physiol.*, 22.

Sorokin, C., 1959. Tabular comparative data for the low- and hightemperature strains of *Chlorella*. *Nature*, 184.

C R I T E R I A   O N   S E L E C T I N G  
C H L O R E L L A   S T R A I N S   F O R  
M A S S   C U L T U R E

M. Toom-Männik

S u m m a r y

In the present paper is given a short account of the criteria that should be observed in selecting *Chlorella* strains for the mass culture (high biological productivity, thermophilia, sensitivity to light, salt-tolerance, resistance to contamination etc.).

М. В. ТООМ-МЯНИНИ

О ВЛИЯНИИ КОНЦЕНТРАЦИИ  
ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ НА РОСТ  
ХЛОРЕЛЛЫ

Выносливость хлореллы к повышенным концентрациям питательной среды считается одним из критериев отбора штаммов для массовых культур. В природных условиях водоросли нередко выдерживают довольно большие изменения в концентрации питательных солей. Следовательно, эти организмы должны обладать выносливостью и приспосабливаться к высоким концентрациям питательных солей и в культуре /Řetovský, Klášterská, 1960/.

Д. Майерс /Myers, 1947/, выращивая *Chlorella pyrenoidosa* методом проточного культивирования, нашел, что интенсивность фотосинтеза и скорость роста не зависят от значительных изменений в составе питательного раствора. Концентрация основных питательных элементов могла варьироваться примерно в 20 раз, количество железа в 270 раз, количество раствора микроэлементов  $A_5$  в 3 раза и концентрация ионов

водорода в 30 раз без существенного влияния на культуру хлореллы. Из другой работы Д. Майерса /Myers, 1953/ выясняется, что изменение концентрации основных солей  $/\text{KNO}_3$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4/$  в пределах 0.001 – 0.02 М не влияет на скорость роста хлореллы. Но резкое снижение концентрации питательных солей увеличивает последующее размножение клеток хлореллы /Myers, 1947; Soeder, 1960; Трухин, 1966/. Резкое повышение концентрации питательных элементов может вызвать задержку споруляции /Soeder, 1960/.

Надо отметить, что величина оптимальной концентрации питательных солей зависит от генотипа подопытного штамма, а также от возраста культуры и от условий культивирования. Обнаружена закономерность зависимости солевыносливости штаммов водорослей от степени минерализации воды водоемов, где были собраны эти водоросли /Трухин, 1964/.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Учитывая вышеприведенные данные литературы, большинство подопытных штаммов /I2, I4, 2I30, 2I77, 2277 и 2359/ было выделено из проб водорослей, происходящих из Памира. Только штаммы 3I и 32 получены из проб планктона озер Эстонии. Для сравнения выращивали во всех опытах *Chlorella rupeoidosa* Chick штамм 82 /получено от Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР/.

Изучалось влияние разных концентраций питательного раствора Тамия /50-, 100-, 200- и 300%-ного/ на рост штаммов хлореллы. Инокулят /бактериально чистый/ выращивали на

100%-ном растворе Тамия. Начальное количество клеток было во всех опытах 0.75 млн/мл. Продолжительность опытов - 10 дней. Объем каждой культуры - 1000 мл. Через культуры про-дувалось 20 - 21 л очищенного воздуха в час. Интенсивность освещения была  $3000 \pm 50$  лк. рН в начале опытов была 5.0. Культуры выращивались в термостатированном боксе при 25°C. Максимальные колебания температуры во время опытов не превышали 2.3°C.

Оценка скорости роста испытуемых штаммов хлореллы проводилась путем подсчета числа клеток /млн/мл/ в камере Горяева. Результаты подсчета клеток прорабатывали по методам биометрии. Достоверные интервалы вычислялись во всех случаях при 5%-ном уровне значимости. Кроме того, в конце всех опытов определялось: 1/ количество органического вещества в суспензии и в растворе методом дихроматной окисляемости /Владимирова, Семененко, 1962/; 2/ диаметр клеток путем измерения в каждой повторности 100 клеток штриховым окулярным микрометром /Bongers, 1958/.

Результаты опытов приведены на рисунках 1 - 3.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПЫТОВ

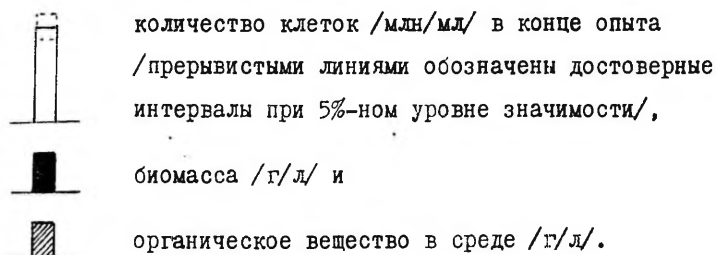
1. Скорость роста. Данные наших опытов показывают, что скорость роста, особенно в начале опыта, зависит от концентрации питательной среды. Так большинство подопытных штаммов росло лучше всего в 50%-ном растворе Тамия /рис. 1 - 3/. Только при выращивании трех штаммов /I4, 2I30 и 2359/ в 50%-ном и в 100%-ном растворе Тамия была разница

в количестве клеток в конце опытов в пределах ошибки счисления /рис. 1, 3/. Первым, по количеству клеток в конце опыта в 50%-ной среде Тамия, оказался штамм 2177 / $54 \pm \pm 3.2$  млн/мл/. В 100%-ной среде Тамия росли лучше всего штаммы 12 и 2177 /рис. 2, 3/. Очень слабо росли в этих условиях штаммы 32 и 31 /рис. 2/. В 200%-ном растворе Тамия росли все подопытные штаммы хуже чем в 100%-ном /рис. 1 - 3/. Но разница в количестве клеток /млн/мл/ в конце опытов во вдвое и втрое концентрированной среде Тамия была часто незначительная или вообще отсутствовала /штаммы 14, 31, 32, 82 и 2130//рис. 1 - 3/. Значительно лучше чем остальные штаммы рос в 200%-ном и в 300%-ном растворе Тамия штамм 2177 /рис. 3/. Надо отметить, что все испытываемые штаммы, кроме штамма 32, в данных условиях среды приспосабливались и выносили повышенные концентрации питательной среды Тамия лучше чем *Chlorella pyrenoidosa* Chick штамм 82.

Т. Н. Годнев и Я. П. Ляхнович /1964/, изучавшие влияние разных концентраций питательного раствора Тамия на /100-, 200-, 300-, и 400%-ного/ на рост хлореллы, таких сильных различий между вариантами как это отмечалось в наших опытах, не наблюдали. По-видимому, это обусловлено в первую очередь различной методикой выращивания культур хлореллы /Мяник, 1968/. Задержку роста культур в наших экспериментах могло увеличивать и резкое, сильное разбавление суспензии в начале опытов; так как инокулят для всех вариантов опыта одного штамма выращивали в одном сосуде.

Рис. I - 3. Рост штаммов хлореллы в зависимости от концентрации питательного раствора Тамия.

Столбиками обозначено



В нижней части рисунков приведенные столбики обозначают средние размеры клеток /мкм/ и pH в конце опытов.

Концентрации среды Тамия обозначены следующим образом:

- 50% - A<sub>5</sub>
- 100% - A<sub>I</sub>
- 200% - A<sub>2</sub>
- 300% - A<sub>3</sub>



Рис. I

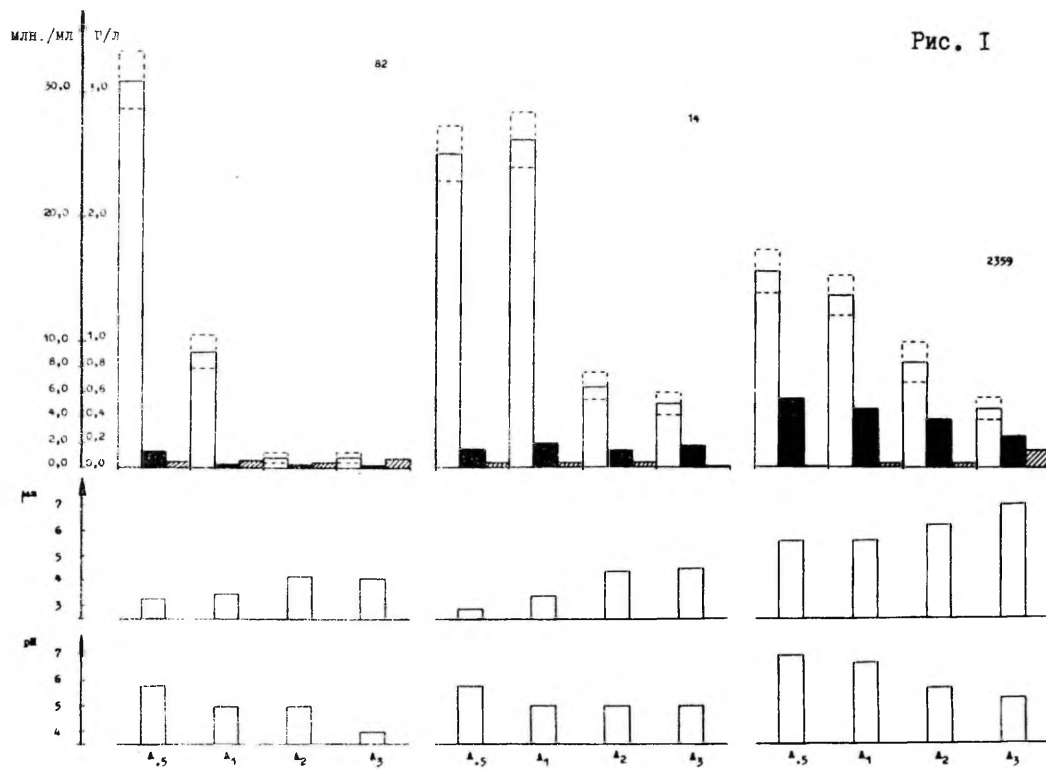
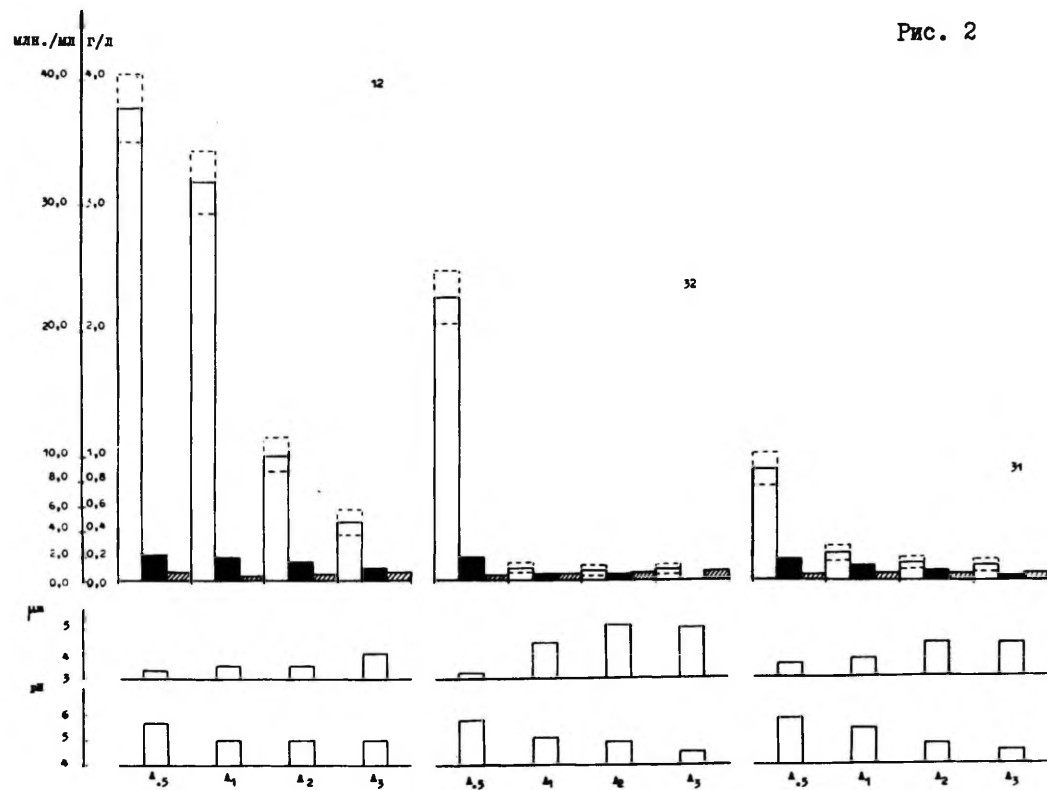


Рис. 2



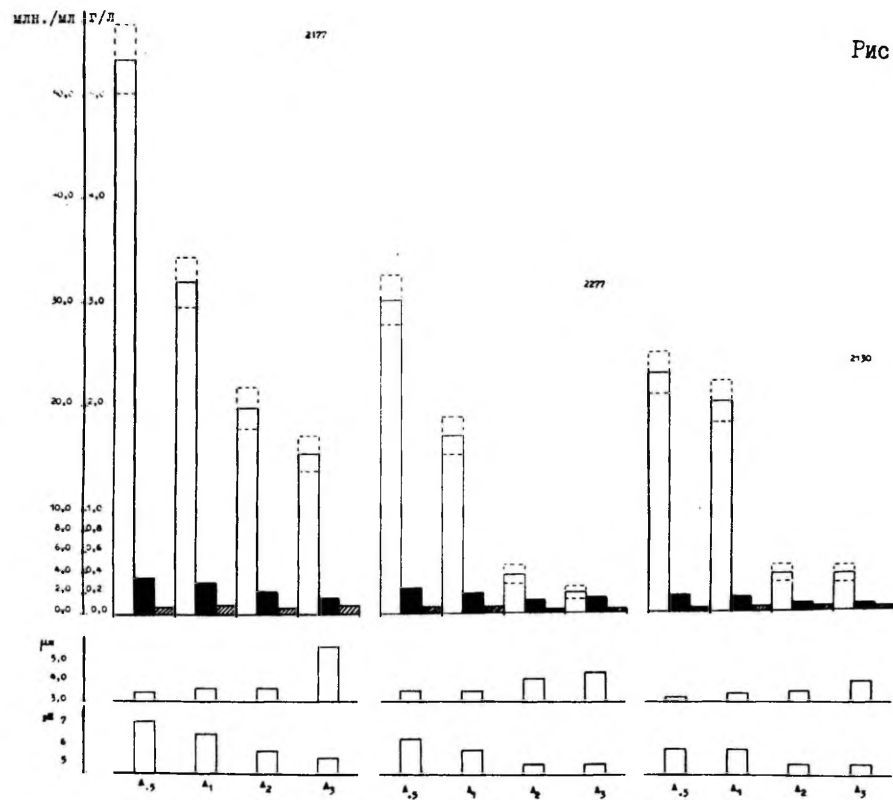


Рис. 3

Учитывая плотность суспензии, брали оттуда для каждой повторности опыта несколько миллилитров. По данным литературы известно, что понижение плотности синхронной культуры *Chlorella pyrenoidosa* 7 - II раз задерживает размножение клеток, вызывая парасинхронизацию. Только четырехкратное и ниже этого разбавление суспензии не имеет существенного влияния на метаболизм клеток водорослей /Pirson, Rupprel, 1962/.

2. Продукция биомассы. Данные подсчета клеток, проработанные по методам биометрии являются объективным, но недостаточным критерием роста культур хлореллы, так как только по количеству клеток нельзя определять продукцию биомассы. Этому препятствует большая изменчивость химического состава и размеров клеток хлореллы, зависящая в значительной степени от режима культивирования /рис. I - 3/. Так во всех вариантах опыта оказался самой продуктивной штамм 2359, хотя по количеству клеток в 50%-ном и в 100%-ном растворе Тамия этот штамм не находился среди первых /рис. I/.

В общем продукция биомассы, как и количество клеток в суспензии, значительно зависела от концентрации питательного раствора. В связи с повышением концентрации питательной среды продуктивность штаммов постепенно понижалась /исключением является штамм I4/ /рис. I - 3/.

3. Количество органического вещества в питательной среде. Пригодность штаммов хлореллы для выращивания в массовых культурах и в замкнутых экосистемах зависит не только от их продуктивности, от их способности к использованию

$\text{CO}_2$  и выделению  $\text{O}_2$ , но и от количества и качества внеклеточных продуктов. Поэтому при проведении опытов изучалось изменение количества растворенного органического вещества в зависимости от концентрации питательного раствора и от штамма.

В культурах штаммов 31, 32, 2130, 2177 и 2359 количественное соотношение между количеством органического вещества в питательной среде и биомассой при повышении концентрации питательного раствора Тамия увеличивалось. В опытных вариантах с 200- и с 300%-ной средой Тамия, где рост водорослей /штаммы 32, 82 и частично 31/ был очень скуден, количество органического вещества в растворе превысило продукцию биомассы /рис. 1, 2/. При выращивании штаммов 12, 14 и 2277 явной зависимости количества растворенного органического вещества от концентрации питательной среды не отмечалось /рис. 1 - 3/.

4. Размеры клеток. На основе измерения диаметра клеток хлореллы в конце опытов можно сказать, чем больше скорость роста, тем меньше средние размеры клеток хлореллы /рис. 1 - 3/. При медленном росте, в 200- и в 300%-ном растворе Тамия, средние размеры клеток хлореллы значительно увеличиваются, встречаются одинокие гигантские клетки. Например, при выращивании штамма 2359 в 50- и в 100%-ном растворе Тамия варьировался диаметр клеток от 5 до 9  $\mu\text{m}$  /средний диаметр 5.6  $\mu\text{m}$ /, а в 300%-ном растворе достигался диаметр отдельных клеток до 15  $\mu\text{m}$  /средний диаметр 7.0  $\mu\text{m}$ / /рис. 1/. При очень медленном росте культур у некоторых штаммов хло-

реллы возникает своеобразный для протококковых водорослей вид размножения — почкование.

### ВЫВОДЫ

1. Результаты опытов не противоречат сделанному в начале опытов предположению, что штаммы хлореллы, происходящие из Памира, должны быть более устойчивыми к повышенным концентрациям питательного раствора Тамия, чем штаммы хлореллы, выделенные из планктона озер Эстонии.

2. Скорость роста и продуктивность штаммов хлореллы понижаются при повышении концентрации питательного раствора от 50 до 300%. Большинство испытуемых штаммов хлореллы растет слабо в 200- и в 300%-ной среде Тамия. Но все-таки, отбором можно выделить штаммы, которые интенсивно растут и являются сравнительно продуктивными в концентрированных питательных средах /например штаммы 2I77 и 2359/.

3. Почти все подопытные культуры /кроме штаммов 3I и 32 в 200- и в 300%-ном растворе Тамия/ превышали по скорости роста *Chlorella pyrenoidosa* Chick штамм 82. Следовательно, эта культура не подходит эталоном при отборе штаммов хлореллы, если интенсивность освещения и аэрации относительно низкие.

4. Степень накопления органического вещества в питательном растворе зависит как от начальной концентрации минеральных веществ в среде, так и от штамма. При очень медленном росте культур количество органического вещества в растворе может превосходить продукцию биомассы.

5. Чем больше скорость роста подопытных штаммов, тем меньше их средние размеры, и наоборот – при медленном росте культур размеры клеток хлореллы увеличиваются.

#### ЛИТЕРАТУРА

Владимирова М. Г., Семененко В. Е., 1962. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.

Годнев Т. Н., Дяхнович Я. П., 1964. Влияние разных концентраций питательной среды Тамия на рост хлореллы. В сб. "Физиологические особенности культивирования растений". Минск.

Мянник /Тоом/ М., 1968. О влиянии концентрации питательной среды на размеры клеток хлореллы. Учен. зап. ТГУ. Тр. ботан., 8.

Трухин Н. В., 1964. Продуктивность протококковых водорослей, выделенных из различных географических районов. Автореф. дисс. канд. биол. н. М.

Трухин Н. В., 1966. Сравнительная оценка продуктивности роста протококковых водорослей в условиях массовой культуры. В сб. "Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах". М-Л.

Bongers, L. H. J., 1958. Changes in photosynthetic activity during algal growth and multiplication. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, 58.

Myers, J., 1947. Culture conditions and the development of the photosynthetic mechanism. V. Influence of the composition of the nutrient medium. Plant Physiol.,

22.

- Myers, J., 1953. Growth characteristics of algae in relation to the problems of mass culture. Carnegie Inst. Wash. Publ., 600.
- Pirson, A., Ruppel, H. G., 1962. Über die Induktion einer Teilungshemmung in synchronen Kulturen von *Chlorella*. Arch. Mikrobiol., 42.
- Řetovský, R., Klášterská, I., 1960. Study of the growth and development of *Chlorella* populations in the culture as a whole. II. The tonicity of the culture medium and its influence on the cytomorphogenesis of *Chlorella* cells. Folia microbiol., 5.
- Soeder, C. J., 1960. Studien zur Entwicklungsphysiologie von *Chlorella pyrenoidosa* Chick unter besonderer Berücksichtigung der Salzkonzentration im Medium. Flora, 148.

ON THE EFFECT OF THE CON-  
CENTRATION OF THE NUTRIENT  
MEDIUM UPON THE GROWTH RATE  
OF CHLORELLA

M. Toom-Männik

S u m m a r y

The growth rate of several *Chlorella* strains was studied. Experiments were carried out in Tamiya solution at different concentrations (50, 100, 200 and 300 per cent) under laboratory conditions. During the experiments (every



48 hours) the cell number was determined by counting cells with a hemocytometer. Besides, at the end of the experiments the production of organic matter, the amount of dissolved organic matter and the average cell diameter were determined.

The following conclusions can be carried out from the results of the experiments:

(1) The higher the concentration of the Tamiya solution the smaller the growth rate and the smaller the production of organic matter. Still, through selection it is possible to differentiate *Chlorella* strains growing relatively well in the Tamiya solution of an increased concentrations (strain 2177).

(2) The amount of dissolved organic matter in the nutrient medium depends both on the initial concentration of mineral nutrients in solution and the strains tested. In the case of a very slow growth of algae the amount of dissolved organic matter may exceed the production of biomass.

(3) The higher the growth rate the more uniform are *Chlorella* cells in size and, conversely, the diameter of *Chlorella* cells differed very much in the slow growth of cultures.

М.И. ПОРК

О Б   Э К О Л О Г И И   Д И А Т О М О В Ы Х  
В О Д О Р О С Л Е Й   В   О З Е Р А Х  
Э С Т О Н И И

Экология диатомовых водорослей довольно хорошо изучена по сравнению с экологией других отделов водорослей. Более основательно изучена зависимость диатомей от солености воды, так как диатомеи являются довольно чувствительными в отношении этого фактора. Изучение влияния этого фактора стимулировалось и из-за практических потребностей определения режима солености вод по видовому составу диатомей, которое имеет особенно большое значение при геологических исследованиях. Обоснованные экологические классификации галобности диатомей даны в работах Р.В. Колбе (Kolbe, 1927, 1932). Значительные дополнения в эту классификацию внесли и многие другие авторы (Mölder, 1943; Petersen, 1943; Прошкина-Лавренко, 1953; Hustedt, 1953, 1957; Simonsen, 1962 и др.). Также выработаны, но не столь подробно, экологические шкалы диатомей в отношении ряда других гидрохимических факторов. Более подробно изучена зависимость диатомей от активной реакции воды, от растворенных минеральных веществ и биогенных элементов (Hustedt, 1937/39; Гусева, 1947, 1952; Jørgensen, 1953, 1957; Foged, 1958; Cholnoky, 1965; Meriläinen, 1967 и др.). Также изучена зависимость видов диатомей от некоторых гидрологических факторов водоемов.

Экологические шкалы диатомей составлены большей частью на основе результатов полевых исследований, в меньшей мере опираясь на данные изучения диатомей в культурах.

Ф. Хустедт (Hustedt, 1957) даже утверждает, что данные лабораторных опытов являются достоверными только в том случае, если результаты их совпадают с данными полевых наблюдений.

У высших растений экологические потребности изменяются в различных частях ареала их географического распространения. Такое же явление можно наблюдать и у водорослей, хотя у последних амплитуды изменяются в меньшей мере. Поэтому результаты изучения экологии видов диатомей в отношении некоторых гидрохимических факторов не совпадают полностью с литературными данными из других районов.

Материал для настоящей статьи собран в 1951-1960 гг. в составе экспедиции рыбохозяйственного изучения озер Эстонии. Всего использованы данные о флоре диатомовых водорослей 159 озер, в которых обнаружено всего 706 таксонов (449 видов, 2 подвида, 203 разновидности и 52 формы). Гидрохимические исследования проведены в лаборатории геобиохимии Института зоологии и ботаники АН ЭССР, сотрудниками которой изучены гидрохимические режимы 145 озер. На основе гидрохимических данных, собранных в основном одновременно с взятием альгологических проб, установлены экологические амплитуды более распространенных видов диатомовых в отношении реакции воды (pH), содержания бикарбонатных ионов ( $\text{HCO}_3^-$ ), кальция ( $\text{Ca}^{++}$ ) и органических веществ (дихроматной окисляемости).

Для сопоставления данных распространения видов и гидрохимических показателей применялись визуальные супрапозиционные перфокарты. На первую перфокарту были нанесены местонахождения таксона и обилие его, а на вторую - данные одного гидрохимического фактора. Путем складывания двух перфокарт получались данные для установления корреляции распространения вида в зависимости от изучаемого фактора. На диаграммах (рис. 1-34) на ординате приведены проценты встречаемости видов в озерах данного класса гидрохимического показателя, а на абсциссе - гидрохимические факторы. Со штриховкой столбцов обозначено обилие таксона по 5-балловой

шкале. Столбы с прерывочными линиями обозначают малое число местонахождений в пределах данного гидрохимического фактора.

### Активная реакция воды (pH)

В полевых условиях одним из более легко определяемым гидрохимическим фактором является pH воды, вследствие чего зависимость распространения видов диатомовых от этого фактора лучше изучена (Hustedt, 1937/39, 1942, 1950, 1957; Foged, 1954, 1958; Nygaard, 1956; Meriläinen, 1967 и др.). Хотя и этот показатель обусловлен другими гидрохимическими факторами, все же связь распространения диатомей с pH воды является более явной, чем зависимость от других гидрохимических факторов. В общем вырисовывается закономерность, что реакция воды озер богатой минеральными веществами — щелочная. Противоречия имеются только у эвтрофно эвтрофированных озер бедных минеральными веществами. В зависимости от низкой забуференности, pH воды в этих озерах колеблется в широких пределах (6,0-9,0). Но во флоре диатомовых таких озер преобладают индифферентные в отношении pH виды или эциды, характерные для озер, бедных минеральными веществами.

Большинство из диатомей предпочитает воды со щелочной реакцией (в озерах Эстонии pH 7,8-8,6). Например, в обследованных олиго- и дистрофных озерах с кислой реакцией воды мы обнаружили 251 таксон, но в эвтрофных озерах со щелочной реакцией воды юго-восточной части Эстонии было обнаружено 518 таксонов.

При анализе флоры диатомовых нами использовалась шкала Ф. Хустедта (Hustedt, 1937/39), причем были внесены некоторые дополнения в группе индифферентов. Виды, встречающиеся более часто в наших озерах, присоединялись к соответствующей группе pH на основе наших гидрохимических данных, редкие виды группировались на основании данных вышеупомянутых авторов.

1. Алкалибионты (рис. 1-4) - таксоны, встречающиеся только при  $pH > 7$  - составляют в исследованных озерах 24,3% из общего числа таксонов. Преобладание в изученных озерах диатомей-алкалибионтов вероятно обусловлено тем, что водоемы в Эстонии вообще богаты карбонатами и с высокой активной реакцией воды. Некоторые виды, являющиеся по литературным данным (Hustedt, 1957 и др.) алкализильными (*Attheya zachariasii*, *Rhizosolenia longiseta*, *Synedra parasitica* и др.) оказались в Эстонии алкалибионтами.
2. Алкалифилы (рис. 4-7) - таксоны, встречающиеся при  $pH > 7$ , с оптимумом распространения при  $pH > 7$  - обнаружены в 23,3%-х из найденных таксонов. К этой группе относятся много видов доминирующих во флоре диатомовых в наших эвтрофных озерах (*Melosira granulata*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria construens*, *Synedra acus* и др.).
3. Индиференты (рис. 8-10) составляют 21,0% из общего числа таксонов. Группа индиферентов по Ф. Хустедту содержит виды, которые встречаются при  $pH > 7$ , т.е. нейтрофилы. В данной работе к группе индиферентов причислены таксоны, которые встречаются при кислой и щелочной реакции воды ( $pH < 6 - > 8$ ). На основе оптимумов видов группа подразделена на 3 подгруппы.

а) Индиференты с оптимальным развитием при щелочной реакции воды, составляют 3% из общего числа таксонов (рис. 8). б) Эвиндиференты составляют 15% от найденных таксонов (рис. 9). К этой подгруппе относятся большинство индиферентов (*Achnanthes minutissima*, *Anomoeoneis axillia*, *Navicula radiosa* и др.). Из них по литературным данным *Tabellaria flocculosa* считается ацидофилом (Foged, 1954, 1964; Hustedt, 1957), но в эстонских озерах она оказалась индиферентом. *Tabellaria fenestrata* также по некоторым данным (Hustedt, 1957) считается ацидофильным видом. В изученных озерах этот вид встречался при низкой  $pH$  повсеместно,

но обилие вида было значительно выше при щелочной реакции воды (рН 7,6–8,5). в) Индифференты с оптимальным развитием при нейтральной или кислой реакции воды (рис. 10). К подгруппе относятся *Eunotia veneris*, *Pinnularia mesolepta*, *P. major* и др.

4. Ацидофилы (встречаются при рН 7, с преобладающим развитием при рН < 7) составляют 5,4% из общего числа таксонов (рис. 11). Виды этой группы распространены главным образом в олиго- и дистрофных озерах; такими являются *Tabellaria binalis*, *Eunotia alpina*, *E. exigua*, *Frustulia rhomboides* и др.
5. Ацидобионты - встречаются при рН < 7, с оптимальным развитием при рН 5,5 и ниже - составляют менее одного процента от найденных таксонов. К этой группе относятся виды, распространенные только в дистрофных озерах - *Navicula dispensata*, *N. hassiaca*, *N. mediocris* и др.

Относительно 26% найденных таксонов экологических данных для отнесения их в одну из групп рН еще недостаточно.

#### Содержание гидрокарбонатных ионов ( $\text{HCO}_3^-$ )

Этот фактор показывает количество минеральных веществ в воде и является, по данным Х. Симм (1963), одним из важнейших гидрохимических факторов в озерах Эстонии, так как воды наших озер принадлежат к гидрокарбонатному классу. Содержание минеральных веществ в воде является определяющим фактором в развитии диатомей и дефицит их тормозит развитие многих видов.

Как показывает Ф. Хустедт (Hustedt, 1950), содержание гидрокарбонатных ионов является в воде весьма существенным фактором для развития диатомей, и определяет их распространение даже в большей мере, чем содержание кальция. При исследовании наших озер выяснилось, что диатомей особенно чувствительны к изменению содержания гидрокарбо-

натных ионов при более низких ступенях (в пределах 0-30 /-80/ мг/л  $\text{HCO}_3^-$ ). Например, видовой состав флоры диатомовых в бедных минеральными веществами (содержание  $\text{HCO}_3^-$  0-21,4 мг/л) олиготрофных озерах с характерными видами *Tabellaria binalis* и *Cymbella hebridica* в значительной мере отличается от флоры мезотрофных озер юго-восточной части Эстонии ( $\text{HCO}_3^-$  30,5-88,5 мг/л) с преобладанием *Cymbella angustata* и *Achnanthes exilis*. Наоборот, флора диатомовых в озерах со средним содержанием (например, оз. Пюхьярв -  $\text{HCO}_3^-$  140,4 мг/л) и очень высоким содержанием бикарбонатных ионов (например, оз. Ноодасярв -  $\text{HCO}_3^-$  239,8 мг/л) не так резко отличается. Самое обильное развитие диатомей в озерах Эстонии наблюдалось при содержании  $\text{HCO}_3^-$  60-240 мг/л. По данным Ф. Хустедта (Hustedt, 1937/39) оптимальные условия для развития диатомей возникают при щелочности 1-1,5 (61-95 мг/л  $\text{HCO}_3^-$ ), а начиная с щелочности 3, развитие многих видов подавляется. В эстонских озерах, однако, наблюдалось обильное развитие диатомей даже при содержании  $\text{HCO}_3^-$  279,5 мг/л (оз. Ярвекула).

Содержание  $\text{HCO}_3^-$  120 мг/л является как бы экологическим пределом для многих видов диатомовых. Оптимальное развитие видов, предпочитающих низкое содержание минеральных веществ, прекращается при содержании гидрокарбонатных ионов выше 120 мг/л (*Stauroneis anceps*, *S. phoenicenteron*, *Navicula cuspidata*, *N. vulpina* и, наоборот, оптимальное развитие видов, требующих высокого содержания минеральных веществ, начинается при  $\text{HCO}_3^- > 120$  мг/л (*Phaeosiphonia curvata*, *Navicula anglica*, *Caloneis silicula*, *Gomphonema acuminatum* и др.). У некоторых видов содержание  $\text{HCO}_3^-$  180 мг/л является верхним пределом оптимального развития.

Обнаруженные в озерах таксоны на основе отношения их к содержанию гидрокарбонатных ионов воды, подразделены на группы по шкале щелочности Ф. Хустедта (Hustedt, 1937/39), причем система усовершенствована соответственно гидрохимическим данным наших озер и введены некоторые под-

разделения внутри групп. При названии групп применялись наименования Ф. Хустедта, хотя и они не вполне выражают содержание понятия и лучше было бы применять их при изучении зависимости диатомей от кальция ( $\text{Ca}^{++}$ ). Так как основную часть из минеральных веществ в наших озерах образуют соединения кальция, можно, конечно, использовать и эти названия.

1. Таксоны, встречающиеся при содержании  $\text{HCO}_3^-$  0-60 мг/л (кальцифобы) - составляют 3,7% из найденных видов (рис. 12). Некоторые виды обитают только при содержании  $\text{HCO}_3^-$  0-10 мг/л. У многих видов *Eunotia* оптимум развития наблюдается именно при отмеченном пределе. Вследствие этого из группы выделена подгруппа видов, обитающая при содержании бикарбонатных ионов 0-10 мг/л. Сюда относятся *Tabellaria binalis*, *Eunotia robusta*, *E. exigua*, *Frustulia rhomboides* и др.

2. Индифференты - составляют 29% из общего числа обнаруженных таксонов. Группа подразделена на 3 подгруппы:

а) индифференты с оптимальным развитием при низком содержании  $\text{HCO}_3^-$  (30,0-90,0 мг/л) (рис. 12, 13); - *Stauroneis anceps*, *S. phoenicenteron*, *Navicula cuspidata* и др.

б) авиндифференты (рис. 14, 15) - *Tabellaria flocculosa*, *Achnanthes exilis*, *Navicula bacillum* и др.

в) индифференты с оптимальным развитием при среднем и высоком содержании  $\text{HCO}_3^-$  (>90 мг/л) (рис. 16, 17, 18). В последнюю подгруппу входит много видов, которые обильно встречаются в эвтрофных озерах республики.

3. Таксоны, встречающиеся при содержании  $\text{HCO}_3^-$  (60-) 120-300 мг/л (кальцифилы) - составляют 15,3% из найденных таксонов (рис. 19, 20). В эту группу входит ряд видов, характерных для эвтрофных озер Возвышенной Эстонии (*Melosira varians*, *Diatoma elongatum*, *Achnanthes clevei*, *Achnanthes conspicua* и др.).

Некоторые виды встречались только при содержании  $\text{HCO}_3^-$  120 мг/л и условно можно их считать кальцибионтами (*Attheya zachariasii*, *Diatoma hiemale*, *Epithemia hyndmannii*).



В отношении 52% из обнаруженных видов еще мало экологических данных о зависимости их от содержания  $\text{HCO}_3^-$ .

### Кальций ( $\text{Ca}^{++}$ )

Большинство из диатомей в наших озерах предпочитает воды с содержанием кальция 20–55 мг/л. Зависимость диатомей от содержания кальция в воде очень похожа с зависимостью от содержания бикарбонатных ионов.

По отношению к содержанию в воде кальция, найденные таксоны подразделены на 3 группы.

1. Кальцифобы, обитающие при низком содержании кальция ( $\text{Ca}^{++}$  0–20 мг/л), рис. 21, 22.

К этой группе относятся ацидофильные таксоны, обитающие в олиго- и дистрофных озерах. Большинство из них встречается только при очень низком содержании кальция (0–10 мг/л) – *Navicula binalis*, *Eunotia alpina*, *E. robusta* и др. К этой группе можно отнести также виды с оптимальным развитием при низком содержании кальция и редко встречающиеся при более высоком содержании (*Eunotia exigua*, *Fragilaria rhomboides* var. *rhomboides* и var. *salonica*, *Navicula subtilissima* и др.).

2. Большинство из найденных таксонов оказалось индифферентными в отношении содержания кальция в воде (рис. 22, 23, 24). В этой группе можно выделить подгруппы: а) виды с оптимальным развитием при низком (0–30 мг/л) содержании кальция (*Pinnularia major*, *P. interrupta* и др.); б) эвиндифференты: *Asterionella formosa*, *Achnanthes minutissima*, *Anomoeoneis exilis*, *Navicula radiosa* и др.; в) индифференты с оптимальным развитием при высоком содержании кальция (>30 мг/л) – *Melosira ambigua*, *Fragilaria crotonensis*, *Synedra acus*, *Cymbella cistula* и др.

3. Кальцифилы – это таксоны, встречающиеся при содержании кальция >20 мг/л (рис. 24, 25, 26). К этой группе

относятся также таксоны с оптимальным развитием при высоком содержании кальция и очень редко встречающиеся при низком содержании. К этой группе относятся *Melosira varians*, *Diatoma elongatum*, *Opephora martyi*, *Navicula scutelloides* и др.

4. Кальцибионты — встречаются только при содержании кальция  $>35$  мг/л (*Fragilaria leptostauron*, *Mastogloia smithii*, *Navicula halophila*, *N. costulata* и др.).

#### Органические вещества (дихроматная окисляемость)

Из органических веществ наибольшее значение имеют гумусовые вещества, влияющие на жизнедеятельность водных организмов. На развитие большинства из растений и животных гумусовые вещества оказывают тормозящее действие, но часть организмов приспособлены к жизни в воде, богатой гумусовыми веществами.

Для многих видов диатомовых умеренно-повышенное содержание гумусовых веществ является стимулирующим фактором. По данным Х. Ярнефелта (Järnefelt, 1954) в планктоне мезо- и полигумозных озер Финляндии преобладают диатомеи (диатомовый тип планктона).

Гидрохимические факторы оказывают на водные организмы комплексное влияние и не всегда ясно, обусловлена ли бедность видами диатомей в дистрофных озерах влиянием гумусовых веществ или недостатком минеральных веществ. Кажется, что для диатомей существенное значение имеет содержание минеральных веществ, а гумусовые вещества оказывают второстепенное значение. Например, флора диатомовых оз. Нохипалу Вальггярв (дихром. окисл. 5 мг/л  $O_2$ ) и оз. Нохипалу Мустъярв (дихром. окисл. 87,1 мг/л  $O_2$ ) почти с одинаковым видовым составом. Вода обоих озер очень бедна минеральными веществами ( $HCO_3$  около 0 мг/л).

В исследованных нами озерах преобладающая часть из обнаруженных таксонов встречалась при дихроматной окисляемости

15-40 мг/л  $O_2$ .

На основе отношения диатомей к дихроматной окисляемости найденные таксоны подразделены на 3 группы.

1. Таксоны, обитающие при низком содержании органических веществ (дихроматная окисляемость 10-40 мг/л  $O_2$ ) и таксоны, предпочитающие низкое содержание, составляют 24% из найденных таксонов (рис. 27, 28, 29). К этой группе относятся *Attheya zachariasii*, *Navicula scutelloidea*, *N. schoenfeldii* и др., т.е. виды, распространенные в эвтрофных озерах, богатых минеральными веществами.

2. Индифферентные по отношению к дихроматной окисляемости таксоны составляют 26,4% из общего числа найденных. Группа подразделена на 4 подгруппы: а) эвиндифференты (15% из найденных таксонов) встречаются как в поли-, так и в олигогумовных озерах. Такими являются *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Asterionella formosa*, *Nitzschia palea* и др. (рис. 30, 31); б) индифференты с оптимальным развитием при низком и среднем содержании органических веществ (5,7% из найденных таксонов) - *Fragilaria construens*, *Synedra acus* и др.; в) индифференты с оптимальным развитием при повышенном содержании органических веществ (дихроматная окисляемость  $> 40$  мг/л  $O_2$ ). К этой группе относятся *Cyclotella stelligera*, *Stauroneis anceps*, *S. phaeocenteron*, *Navicula bacillum*, *Pinnularia interrupta* и др. (рис. 32, 33); г) индифференты с оптимальным развитием при очень низком (дихроматная окисляемость 0-10 мг/л  $O_2$ ) и очень высоком (дихроматная окисляемость  $> 70$  мг/л  $O_2$ ) содержании органических веществ. Это ацидофильные и кальцифобные виды, обитающие в олиго- и полигумовных озерах, бедных минеральными веществами (олиго- и дистрофные озера): *Tabellaria binalis*, многие виды *Eunotia*, *Frustulia rhomboides* var. *rhomboides* и var. *saxonica* и др. (рис. 34). Подгруппа составляет 1,7% из найденных таксонов.

3. Таксоны, встречающиеся только при высоком содержании органических веществ (дихроматная окисляемость  $> 40$  мг/л

0<sub>2</sub>). Группа составляет 2,6% из найденных таксонов. К ней относятся *Eunotia microcephala* var. *tridentata*, *Staurois recondita*, *Pinnularia subcapitata* var. *hilseana* и др.

Относительно 47% найденных таксонов еще мало экологических данных для отнесения их к одной из вышеуказанных групп.

В природных водоемах экологические факторы связаны между собой и при изучении экологии водных организмов мы всегда встречаемся с совместным влиянием разных факторов. Для выяснения действия отдельных факторов на диатомовые водоросли необходимы опыты в культурах.

Из исследования влияния некоторых гидрохимических факторов на распространение видов диатомей следует, что более существенными среди них являются минеральные вещества. От содержания последних в значительной мере зависит реакция воды, с которой связь распространения диатомей оказывается наиболее явной. Исключением являются водоемы, бедные минеральными веществами, в которых вследствие низкой забуференности амплитуда колебания pH воды более значительна. Органические вещества оказывают на распространение диатомей второстепенное влияние.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гусева К.А., 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища. Бюлл. Моск.общ. испыт. природы. 52, 6.
- Гусева К.А., 1952. "Цветение" воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ. 4.
- Пронкина-Лавренко А.И., 1953. Дiatомовые водоросли - показатели солености воды. Дiatомовый сборник. 1.
- Cholnoky, R.J., 1965. Über die Ökologie der Diatomeen des Goedeveerwachting-Teiches und Chrissie-Sees in Ost-transvaal. Archiv Hydrobiol. 61.
- Foged, N., 1954. On the Diatom Flora of some Funen Lakes. Folia Limnologica Scandinavica 6.
- Foged, N., 1958. The Diatoms in the Basalt Area and adjoining Areas of Archean Rock in West Greenland. Medd. om Grønland 156, 4.
- Foged, N., 1964. Freshwater Diatoms from Spitsbergen. Tromsø Museums Skrifter 2.
- Hustedt, F., 1937/39. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Jawa, Bali und Sumatra nach dem Material der deutschen limnologischen Sunda-Expedition. Archiv Hydrobiol. Suppl. 15, 16.
- Hustedt, F., 1942. Diatomeen aus der Umgebung von Abisko in Schwedisch Lappland. Archiv Hydrobiol. 39, 1.
- Hustedt, F., 1950. Die Diatomeenflora norddeutscher Seen mit besonderer Berücksichtigung des holsteinischen Seengebiets. Archiv Hydrobiol. 43.
- Hustedt, F., 1953. Die Systematik der Diatomeen in ihren

Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. Svensk Botanisk Tidskrift 47, 4.

Hustedt, F., 1957. Die Diatomeenflora des Fluss-systems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 34, 3.

Jørgensen, E., 1953. Silicate Assimilation by Diatoms. Phys. plant. 6, 2.

Jørgensen, E., 1957. Diatom Periodicity and Silicon Assimilation. Dansk Botanisk Arkiv 18.

Kolbe, R.W., 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenforschung 7.

Kolbe, R.W., 1932. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergebn. Biol. 8.

Meriläinen, J., 1967. The Diatom Flora and Hydrogen-ion Concentration of Water. Ann. Bot. Fenn. 1.

Mølder, K., 1943. Studien über die Ökologie und Geologie der Bodendiatomeen in den Pojobucht. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo" 12, 2.

Nygaard, G., 1956. Ancient and recent Flora of Diatoms and Chrysophyceae in Lake Gribssø. Folia Limnologica Scandinavica 8.

Petersen, J. Roye, 1943. Some Halobion Spectra of Diatoms. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd. 17, 9.

Simonsen, R., 1962. Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. Intrn. Revue gesamt. Hydrobiol. System. Beiheft 1.

# ON THE ECOLOGY OF DIATOMS IN ESTONIAN LAKES

M. Pork

## S u m m a r y

The relation of diatoms to the reaction of water (pH), to the content of hydrocarbon-ion ( $\text{HCO}_3^-$ ), calcium and organic matter (by  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  method) was investigated. The samples of diatoms were collected from 159 lakes, while the hydrochemical conditions were studied in 145 of them. 706 taxonomic units were recorded, the dependance of hydrochemical factors was examined on more widespread taxa.

The results are presented in the form of diagrams - the frequencies of taxa in the lakes investigated are plotted against the hydrochemical data, the abundance of taxa is marked by the streaking of columns. In the division of diatoms into pH groups Hustedt's spectrum was used, according to the pH data of our lakes under study the grouping of taxa was realized.

Most of the diatoms occur in alkaline water (at pH 7,8 - 8,6). Alkalibiontic taxa (Fig. 1 - 4) accounted for 24,3%, alkaliphilous ones (Fig. 4 - 7) - 23,3%, indifferent taxa (Fig. 8 - 10) - 21%, acidophilous forms (Fig. 11) - 5,4% and acidobiontic forms - below 1% of the taxa recorded in the lakes.

The majority of diatoms occur in waters rich in inorganic compounds (in Estonian lakes investigated at  $\text{HCO}_3^-$  60 - 240 mg/l). According to their  $\text{HCO}_3^-$  preferences the diatoms occurring in the lakes studied were divided into three groups: 1) taxa occurring at  $\text{HCO}_3^-$  0 - 60 mg/l (Fig. 12) - 3,7%; 2) indifferent taxa (29%): a) with an optimum at  $\text{HCO}_3^-$  30 - 90 mg/l (Fig. 12,13), b) with an optimum at  $\text{HCO}_3^- > 90$  mg/l (Fig. 16, 17, 18) and c) euindifferent taxa (Fig. 14, 15); 3) taxa occurring at  $\text{HCO}_3^-$  (60) - 120 - 300 mg/l (Fig. 19, 20) - 15% of the taxa examined.

According to the calcium content in the water the established taxa were divided into four groups: calciphobous - occurring at  $\text{Ca}^{++}$  0 - 20 mg/l (Fig. 21 - 22), indifferent (Fig. 22, 23, 24), calciphilous - occurring at  $\text{Ca}^{++} > 20$  mg/l (Fig. 24, 25, 26) and calcibiontic - occurring at  $\text{Ca}^{++} > 35$  mg/l.

The organic matter content in the water is of secondary importance for diatoms, still the dichromatic oxidizability of lake water may serve as a criterion for the division of diatoms into groups: 1) taxa occurring at dichrom. ox. 10 - 45 mg/l  $\text{O}_2$  (Fig. 27 - 29) constitute 24%; 2) indifferent taxa (Fig. 30 - 34 - 26,4%, to the group were added the species occurring only at very high ( $> 70$  mg/l  $\text{O}_2$ ) and very low values (0 - 10 mg/l  $\text{O}_2$ ) of dichrom. ox. (Fig. 34); 3) taxa occurring at dichrom. ox.  $> 40$  mg/l  $\text{O}_2$  - 2,6% of the taxonomical units recorded in the lakes investigated.



Приложение: экологические амплитуды видов  
диатомей /рис. I - 34/.

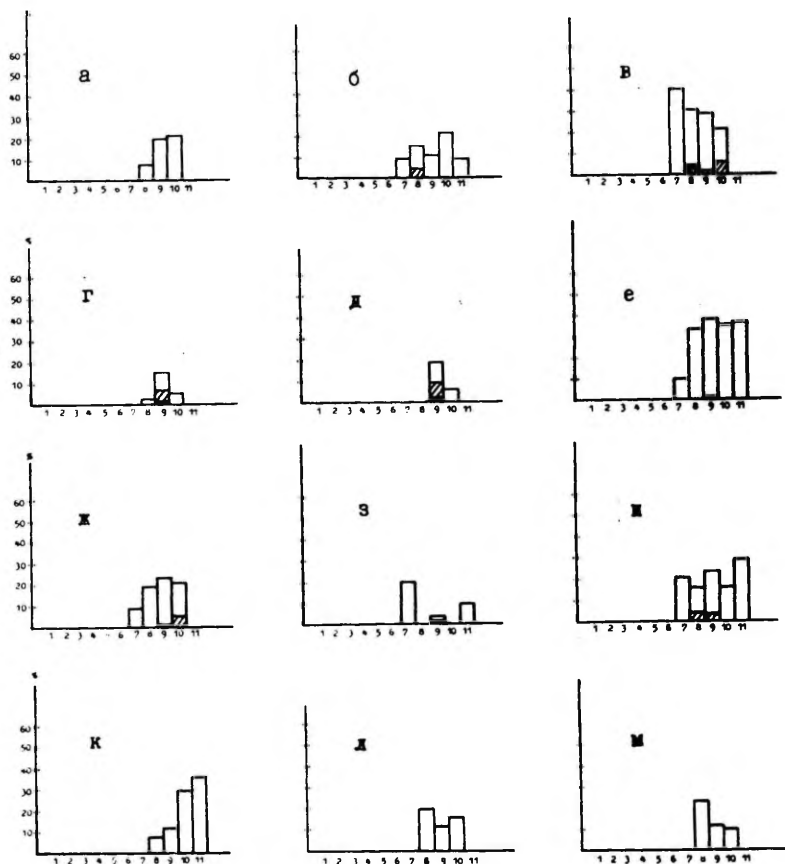


Рис. 1 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /алкалионты/.

а - *Melosira varians* Ag., б - *Cyclotella stelligera* Cl. et Grun., в - *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., г - *Rhizosolenia longiseta* Zacharias, д - *Attheya zachariasii* Brun., е - *Synedra acus* Kuetz. var. *angustissima* Grun.; ж - *S. parasitica* (W.Sm.) Hust., з - *S. pulchella* (Ralfs) Kuetz., и - *S. rumpens* Kuetz., к - *Eucocconeis flexella* Kuetz., л - *Achnanthes conspicua* A.Mayer, м - *A. clevei* Grun.

Группы pH: I - 4,0-4,4; 2 - 4,5-5,0; 3 - 5,1-5,5; 4 - 5,6-6,0; 5 - 6,1-6,5; 6 - 6,6-7,0; 7 - 7,1-7,5; 8 - 7,6-8,0; 9 - 8,1-8,5; 10 - 8,6-9,0; 11 - >9,0.

Со штриховкой столбов обозначено обилие таксона:

□ 1-2, ▨ 2-3, ▩ 3-4, ■ 4-5.

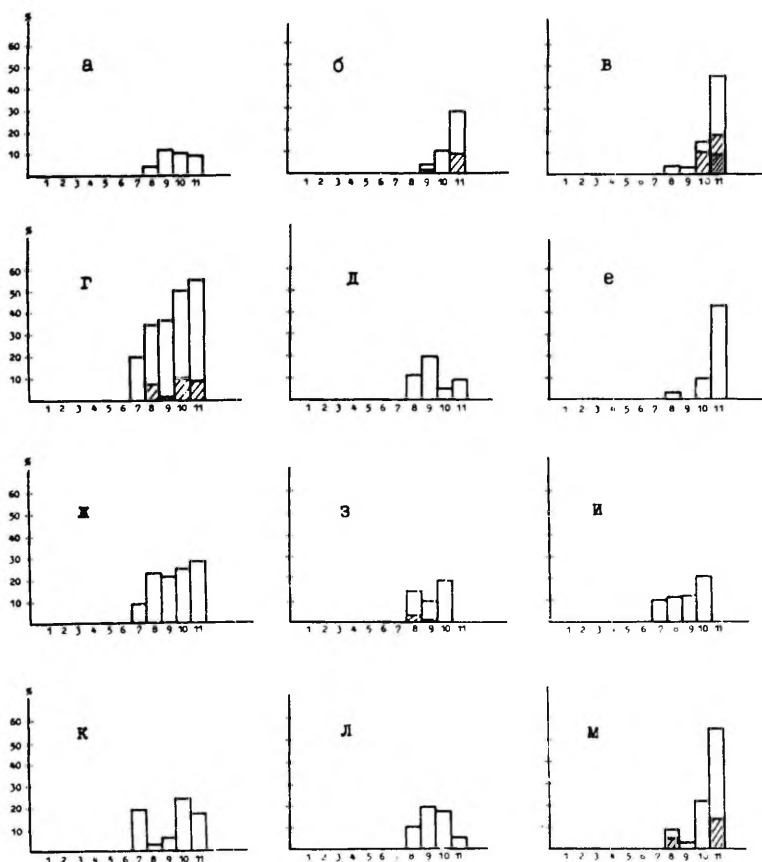


Рис. 2 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /алкалионты/.

а - *Rhoicosphenia curvata* (Kuetz.) Grun., б - *Mastogloia smithii* Thw. var. *smithii*, в - *M. smithii* var. *amphicephala* Grun., г - *Navicula cryptocephala* Kuetz., д - *N. cincta* (Ehr.) Kuetz., е - *N. halophila* (Grun.) Cl., ж - *N. lanceolata* (Ag.) Kuetz., з - *N. vulpina* Kuetz., и - *Neidium iridis* (Ehr.) Cl., к - *Galoneis silicula* (Ehr.) Cl., л - *Amphiprora ornata* Bail., м - *Amphora coffeaeformis* Ag. var. *borealis* (Kuetz.) Cl.

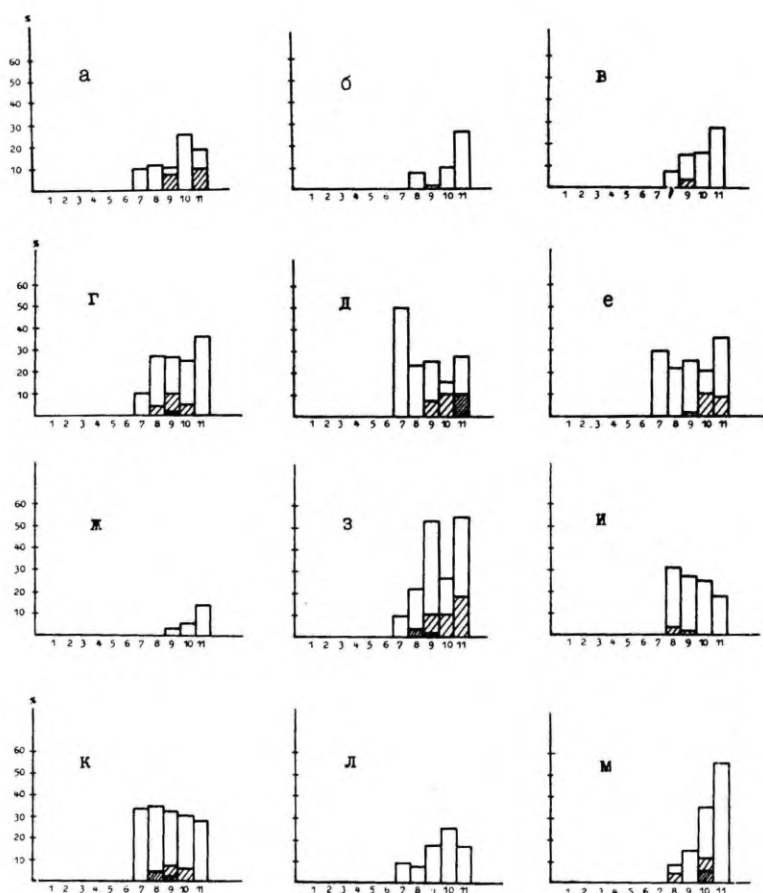


Рис. 3 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /алкалинности/

а - *Cymbella cesatii* (Rabenh.) Grun., б - *C. hybrida* Grun., в - *C. leptoceros* (Ehr.) Grun., г - *Gomphonema intricatum* Kuetz., д - *G. acuminatum* Ehr., е - *Rhopalodia gibbs* (Ehr.) O. Muell., ж - *R. parallela* (Grun.) O. Muell., з - *Epithemia sorex* Kuetz., и - *E. turgida* (Ehr.) Kuetz., к - *E. zebra* (Ehr.) Kuetz. var. *porcellus* (Kuetz.) Grun., л - *Nitzschia angustata* (W.Sm.) Grun. var. *acuta* Grun., м - *N. denticula* Grun.

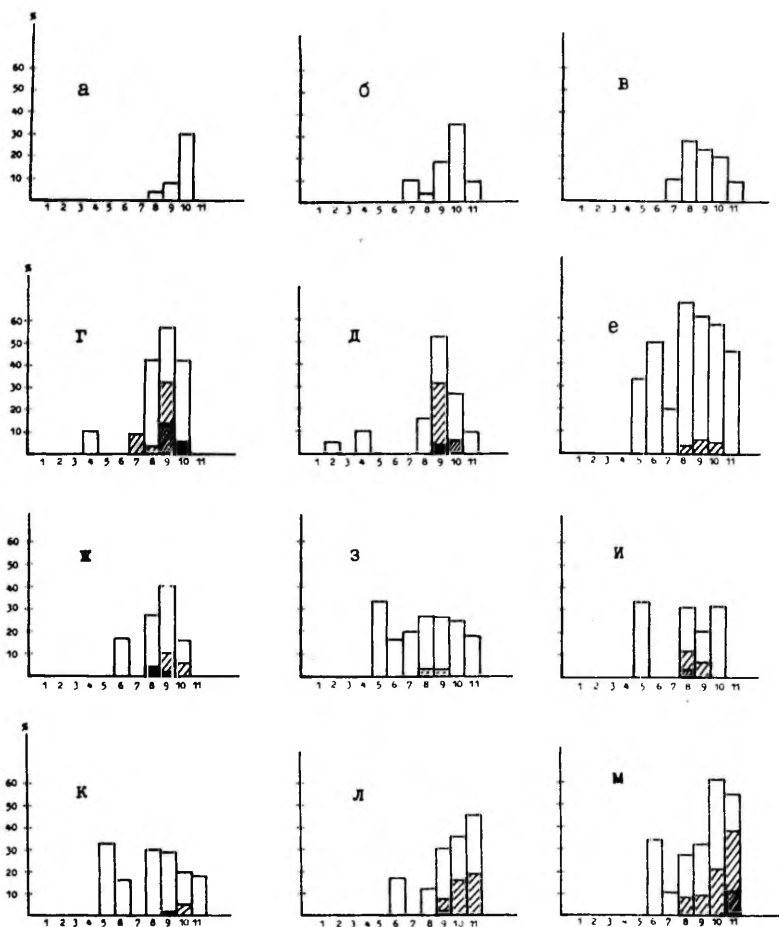


Рис. 4 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /а-в - алкалибионты, г-м - алкалифилы/

а - *Nitzschia fonticola* Grun., б - *N. sigmoidea* (Ehr.) W. Sm., в - *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm., г - *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, д - *M. granulata* var. *angustissima* (O. Muell.) Hust. е - *Cyclotella comta* (Ehr.) Kuetz., ж - *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., з - *Cyclotella meneghiniana* Kuetz., и - *C. comta* var. *oligactis* (Ehr.) Grun., к - *Opephora martyi* Herib., л - *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., м - *Fragilaria brevistriata* Grun.

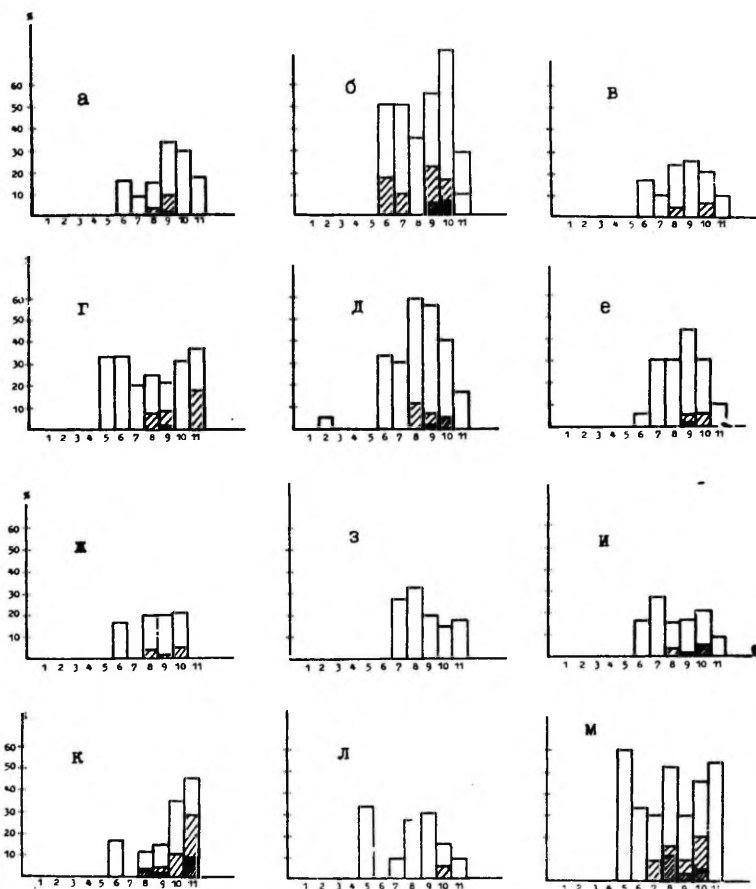


Рис. 5 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH / алкалифилии/

а - *Fragilaria capucina* Desm. var. *mesolepta* Rabenh.,  
б - *F. construens* (Ehr.) Grun., в - *F. construens* var. *binodia*  
(Ehr.) Grun., г - *F. pinnata* Ehr., д - *Synedra acus* Kuetz., е -  
*S. ulna* (Nitzsch) Ehr., ж - *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun.,  
з - *A. exigua* Grun., и - *Eunotia pectinella* (Dillw.?Kuetz.) Ra-  
benh., к - *Mastogloia smithii* var. *lacustris* Grun., л - *Amphi-  
pleura pellucida* Kuetz., м - *Anomoeoneis exilis* (Kuetz.) Cl.

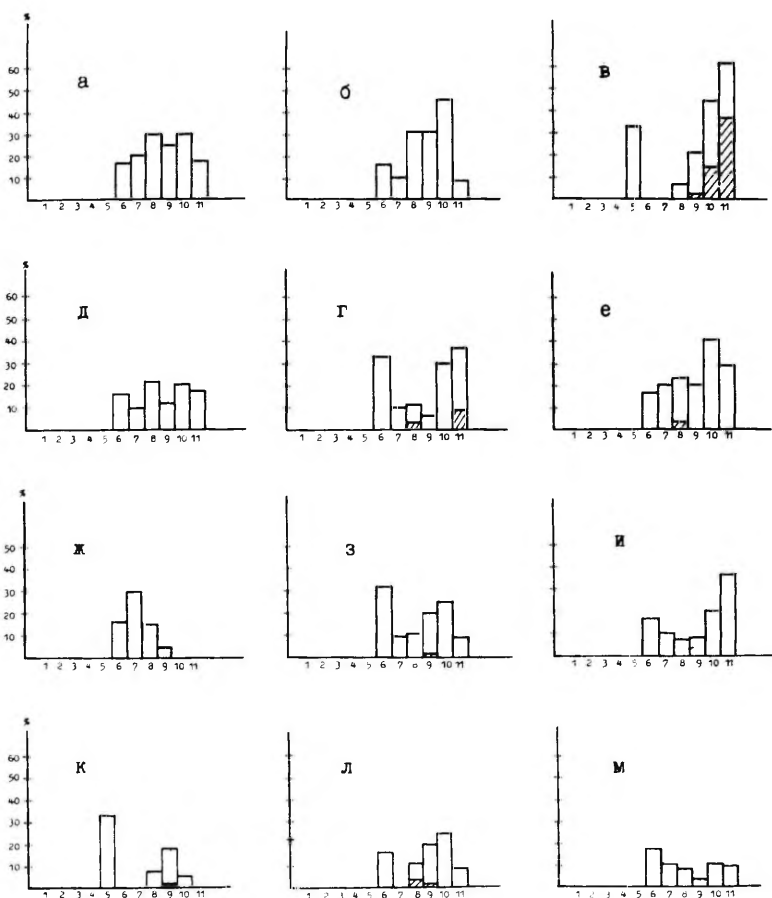


Рис. 6 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH / алкалифилии/

а - *Navicula bacillum* Ehr., б - *N. cryptocephala* Kuetz. var. *intermedia* Grun., в - *N. cryptocephala* var. *veneta* (Kuetz.) Grun., г - *N. dicephala* (Ehr.) W.Sm., д - *N. lanceolata* (Ag.) Kuetz. var. *cymbula* (Donk.) Cl., е - *N. oblonga* Kuetz. ж - *N. pseudoscutiformis* Skabitsch., з - *N. schoenfeldii* Hust., и - *N. pupula* Kuetz. var. *capitata* Hust., к - *N. scutelloides* W.Sm., л - *N. tuscula* (Ehr.) Grun., м - *Neidium dubium* (Ehr.) Cl.

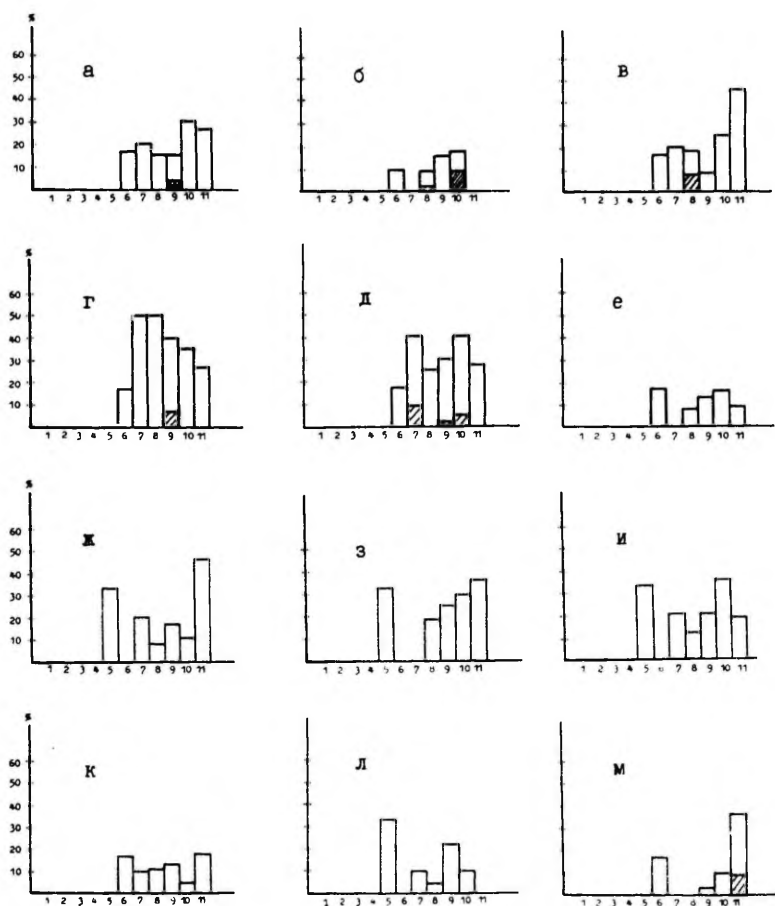


Рис. 7 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH / алкалифилы/

а - *Cymbella angustata* (W.Sm.) Cl., б - *C. delicatula* Kuetz., в - *C. obtusa* Greg., г - *Gomphonema constrictum* Ehr., д - *G. gracile* Ehr., е - *Nitzschia amphibia* Grun., ж - *N. angustata* (W.Sm.) Grun., з - *N. gracilis* Hantzsch, и - *N. recta* Hantzsch, к - *Cumatopleura elliptica* (Bréb.) W.Sm., л - *Suriella biseriata* Bréb., м - *Campylodiscus clypeus* Ehr.



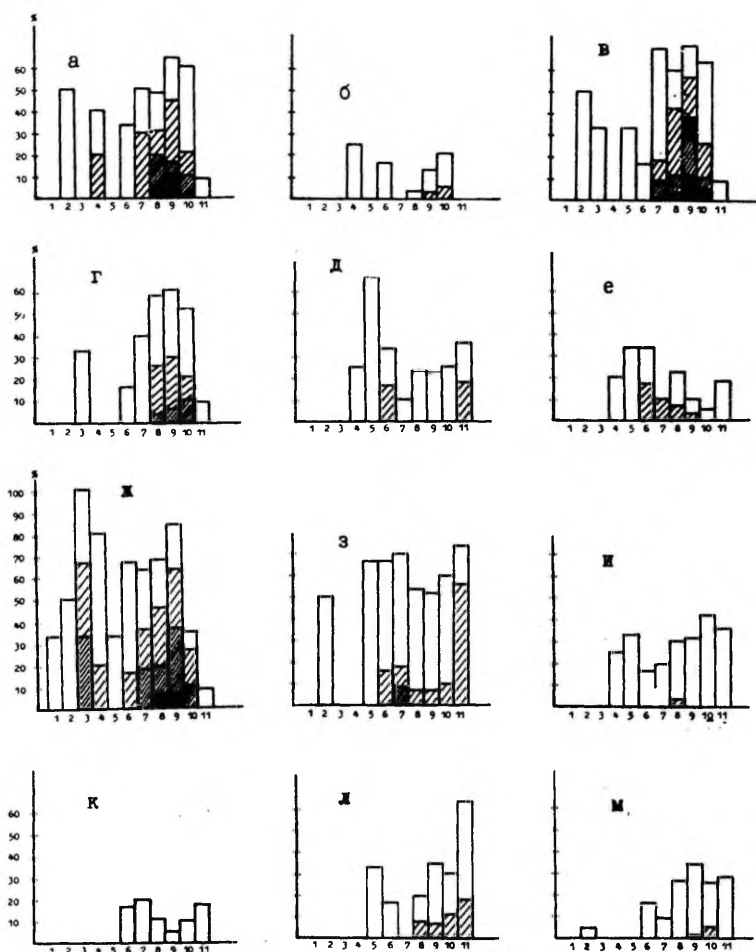


Рис. 8 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /а-м - индифференты с оптимальным развитием при щелочной реакции воды, к-м - алкалофилы/.

а - *Melosira ambigua* (Grun.) O. Muell., б - *Cyclotella kuetzingiana* Thw., в - *Fragilaria crotonensis* Kitt., г - *F. capucina* Desm., д - *F. construens* (Ehr.) Grun. var. *venter* (Ehr.) Grun., е - *Achnanthes affinis* Grun., ж - *Asterionella formosa* Hass., з - *Navicula radiosa* Kuetz., и - *N. pupula* Kuetz., к - *Anomoeoneis serians* (Bréb.) Cl. var. *brachysira* (Bréb.) Hust., л - *Cymbella helvetica* Kuetz., м - *Epithemia zebra* (Ehr.) Kuetz.

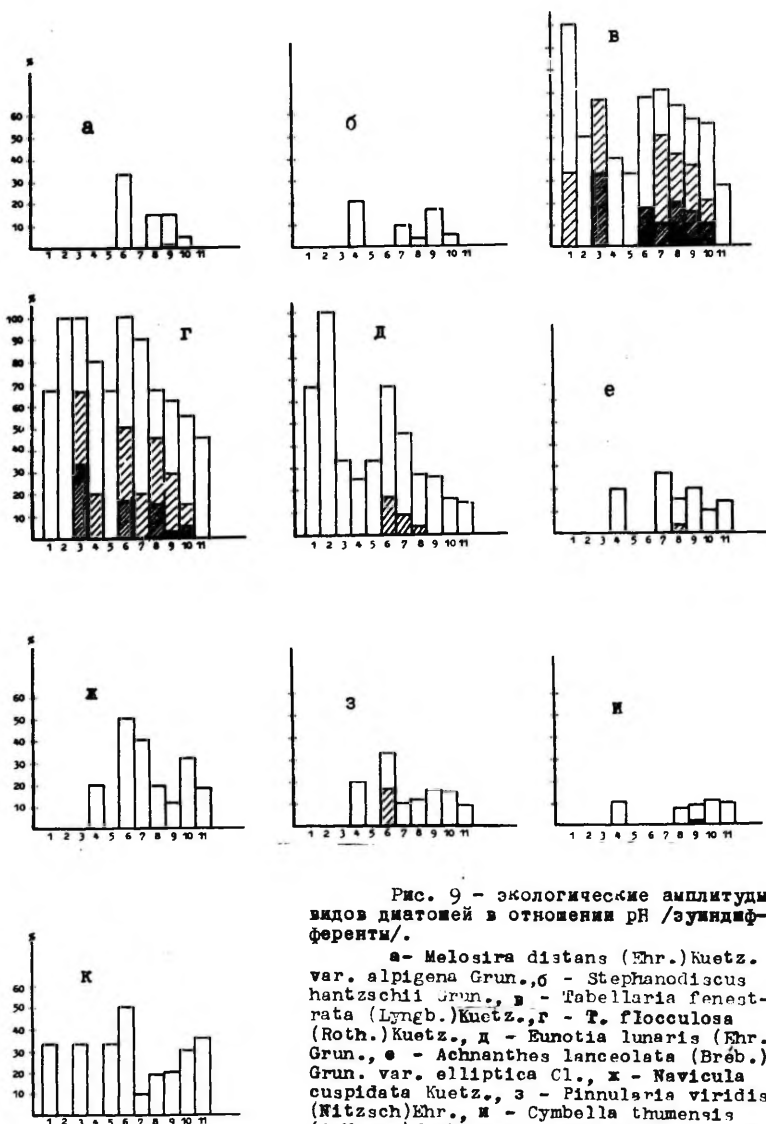


Рис. 9 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /эуиндифференты/.

а - *Melosira distans* (Ehr.) Kuetz. var. *alpigena* Grun., б - *Stephanodiscus hantzschii* Grun., в - *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz., г - *T. flocculosa* (Roth.) Kuetz., д - *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun., е - *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *elliptica* Cl., ж - *Navicula cuspidata* Kuetz., з - *Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehr., и - *Cymbella thumensis* (A. Mayer) Hust., к - *Nitzschia palea* (Kuetz.) W. Sm.

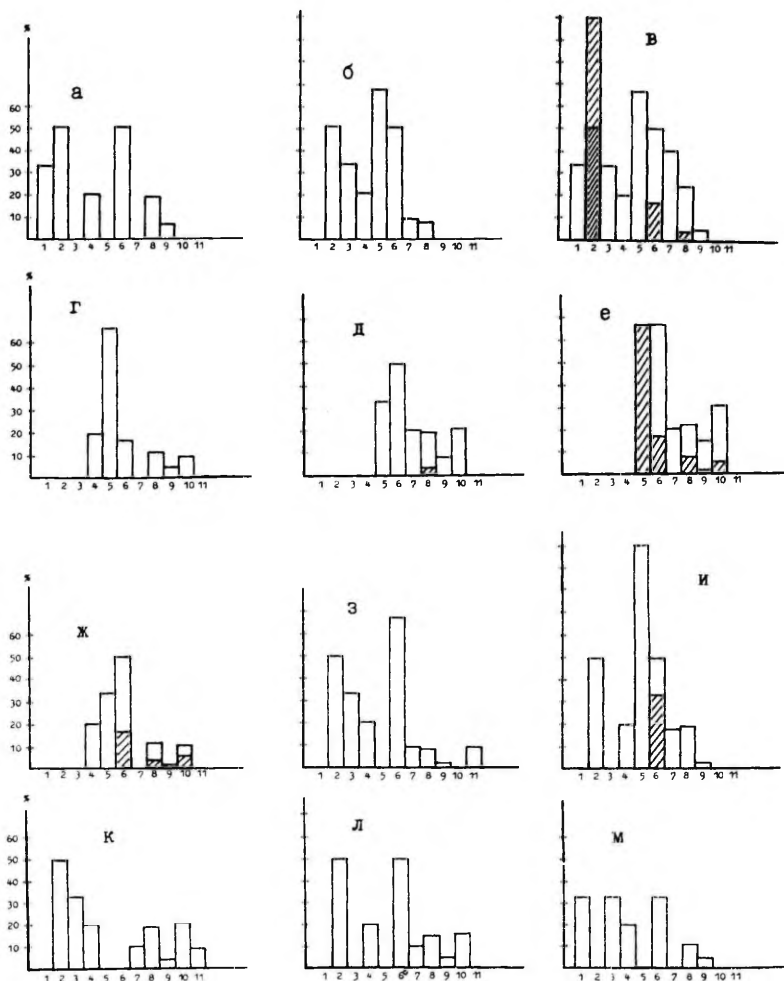


Рис. 10 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /индифференты с оптимальным развитием при нейтральной и кислой реакции воды/.

а - *Melosira distans* (Ehr.)Kuetz., б - *Eunotia faba* (Ehr.) Grun., в - *E. veneris* (Kuetz.)O.Muell., г - *Neidium productum* (W.Sm.)Cl., д - *Stauroneis anceps* Ehr., е - *S. phoenicenteron* Ehr., ж - *Cymbella hebridica* (Greg.)Grun., з - *Pinnularia gibba* Ehr., и - *P. interrupta* W.Sm., к - *P. mesolepta* (Ehr.)W.Sm., л - *P. major* (Kuetz.)Cl., м - *P. microstauron* (Ehr.)Cl.

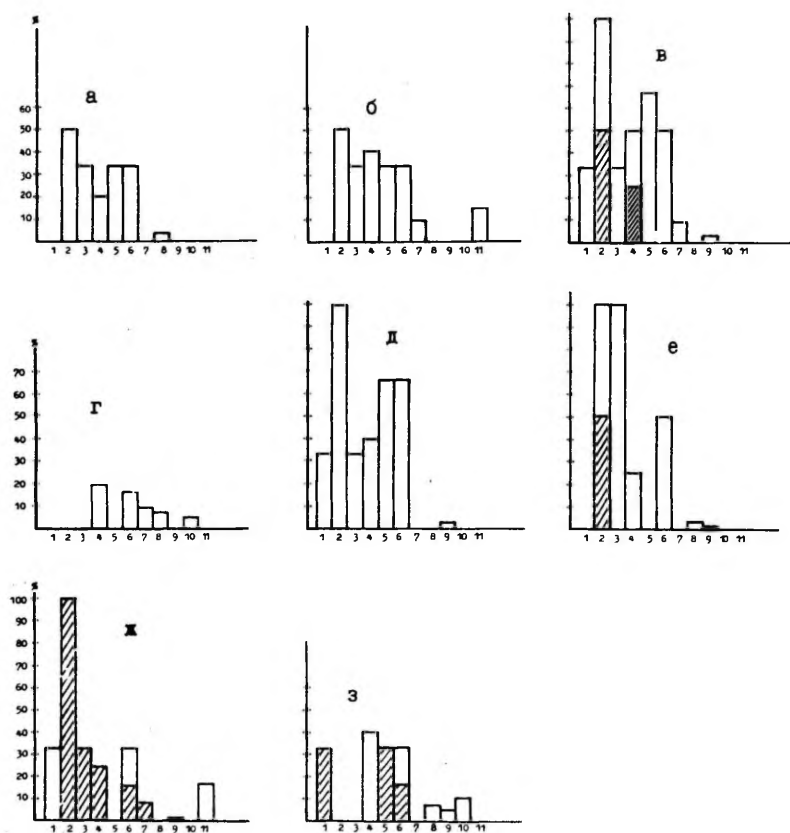


Рис. II - экологические амплитуды видов диатомей в отношении pH /ацидофилы/.

а - *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun., б - *Eumetia alpina* (Naeg.) Hust., в - *E. exigua* (Bréb.) Rabenh., г - *E. sudetica* O. Muell., д - *E. tenella* (Grun.) Hust., е - *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D.T., var. *rhomboides*, ж - *F. rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D.T., з - *Navicula subtilissima* Cl.

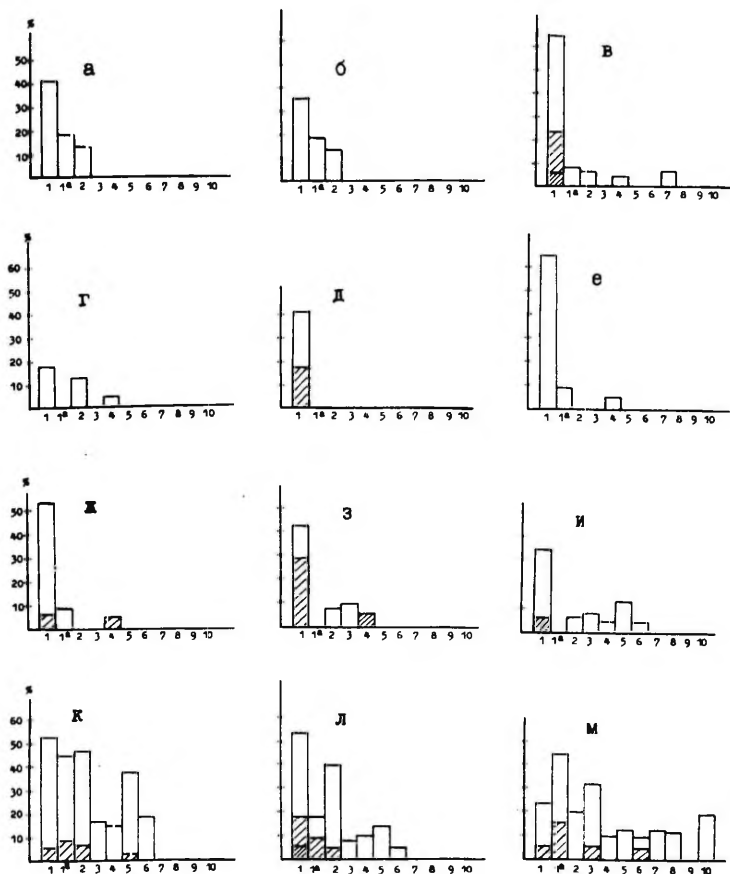


Рис. 12 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  /кальцифобь/.

А - *Eunotia faba* (Ehr.) Grun., Б - *E. alpina* (Naeg.) Hust., В - *E. exigua* (Bréb.) Rabenh., Г - *E. sudetica* O. Muell., Д - *E. robusta* Ralfs, Е - *E. teneila* (Grun.) Hust. Ж - *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T. var. *rhomboides*, З - *F. rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D. C., И - *Melosira distans* (Ehr.) Kuetz., К - *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun., Л - *E. veneris* (Kuetz.) O. Muell., М - *Staurois phoenicenteron* Ehr.

Группы  $\text{HCO}_3^-$ : 1 - 0-10 мг/л, 1а - 10,1-30,0 мг/л, 2 - 30,1-60,0 мг/л, 3 - 60,1-90,0 мг/л, 4 - 90,1-120,0 мг/л, 5 - 120,1-150,0 мг/л, 6 - 150,1-180,0 мг/л, 7 - 180,1-210,0 мг/л, 8 - 210,1-240,0 мг/л, 9 - 240,1-270,0 мг/л, 10 - 270,1-293 мг/л.

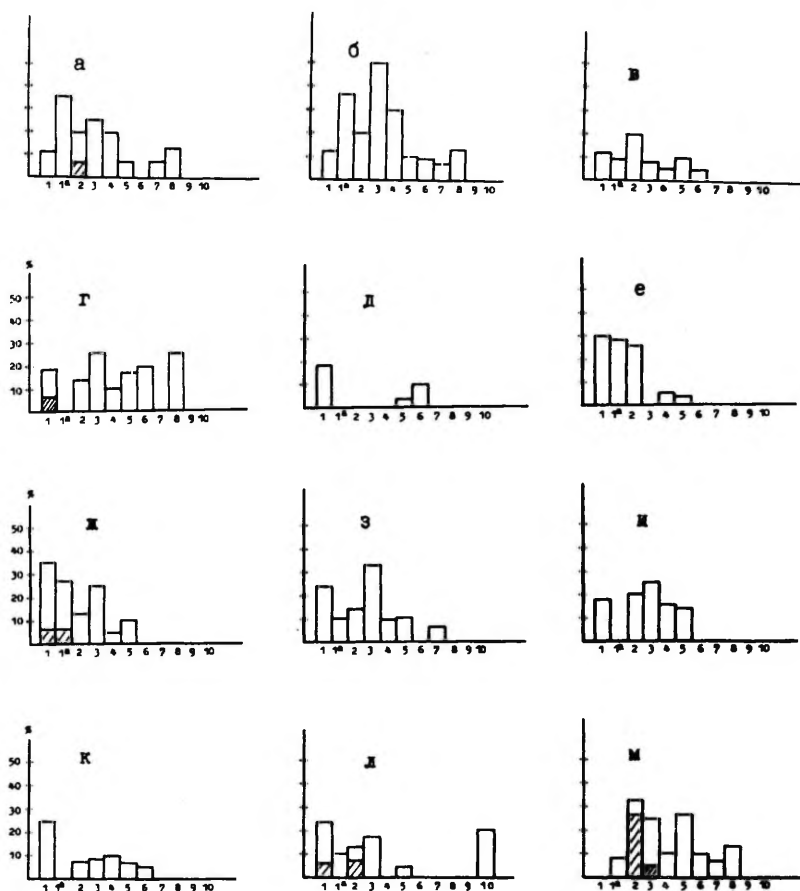


Рис. 13 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{NaHCO}_3$  /индифференты с оптимальным развитием при низком содержании  $\text{NaHCO}_3$ /.

а - *Stauroneis anceps* Ehr., б - *Navicula cuspidata* Kuetz., в - *N. pseudoscutiformis* Hust., г - *Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehr., var. *viridis*, д - *P. viridis* var. *sudetica* (Hilse) Hust., е - *P. gibba* Ehr., ж - *P. interrupta* W.Sm., з - *P. major* (Kuetz.) Cl., и - *P. mesolepta* (Ehr.) W.Sm., к - *P. microstauron* (Ehr.) Cl., л - *Cymbella hebridica* (Greg.) Grun., м - *C. angustata* (W.Sm.) Cl.

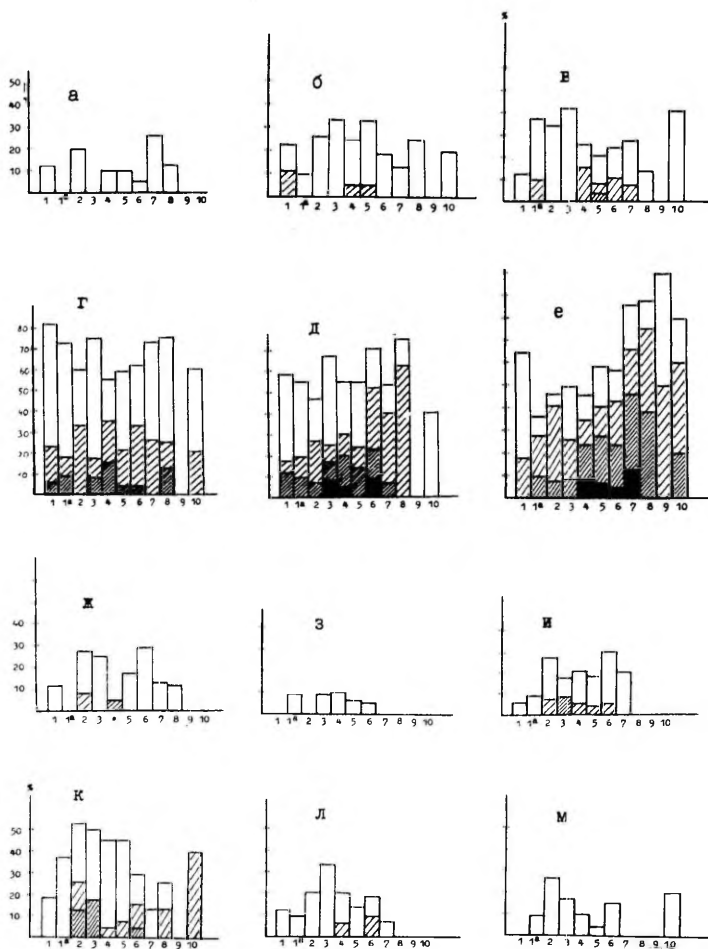


Рис. 14 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{CO}_2$  /эуиндиференты/.

а - *Melosira distans* (Ehr.) Kuetz. var. *alpigena* Grun.,  
 б - *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun. var. *venter* (Ehr.) Grun.,  
 в - *F. pinnata* Ehr., г - *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kuetz.,  
 д - *T. fenestrata* (Lyngb.) Kuetz., е - *Asterionella formosa* Hassz.,  
 ж - *Eumotia pectinalis* (Dillw.? Kuetz.) Rabenh., з - *Eucocconeis lapponica* Hust.,  
 и - *Achnanthes exilis* Kuetz., к - *Anomoeoneis exilis* (Kuetz.) Cl. var. *exilis*, л - *A. exilis* var. *lanceolata* A. Mayer, м - *A. seriata* (Bréb.) Cl. var. *brachysira* (Bréb.) Hust.

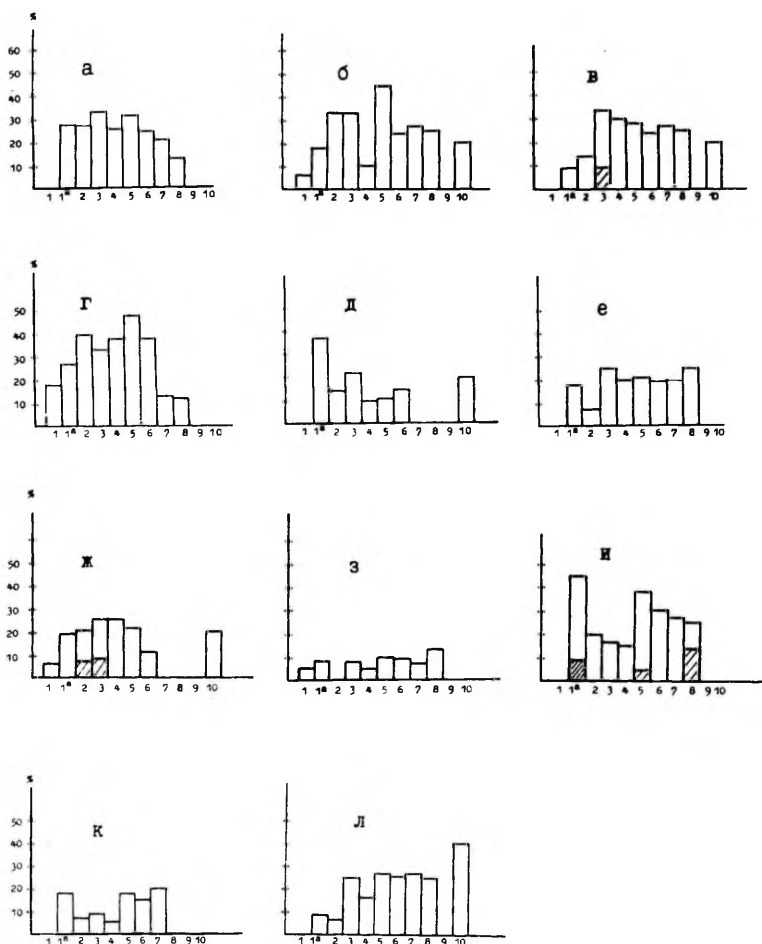


Рис. 15 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  / эуиндифференты/.

а - *Navicula bacillum* Ehr., б - *N. cryptocephala* Kuetz. var. *intermedia* Grun., в - *N. oblonga* Kuetz., г - *N. pupula* Kuetz., д - *N. pupula* var. *capitata* Hust., е - *N. schoenfeldii* Hust., ж - *Cymbella obtusa* Grag., з - *C. thumensis* (A. Mayer) Hust., и - *Gomphonema parvulum* (Kuetz.) Grun., к - *Cumatopleura elliptica* (Bréb.) W. Sm., л - *C. solea* (Bréb.) W. Sm.



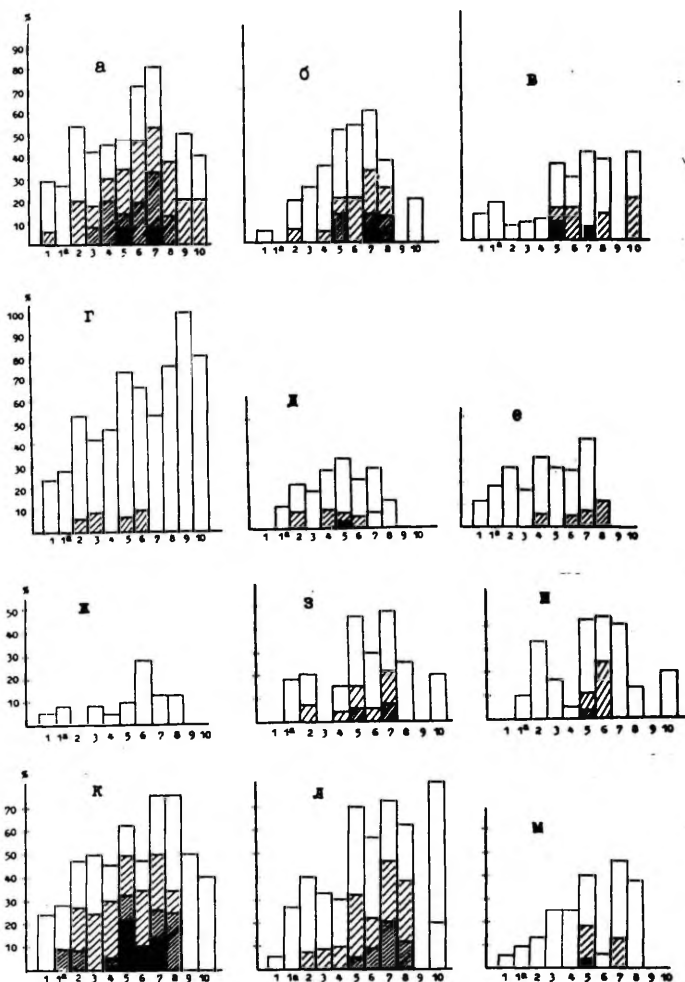


Рис. 16 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  /индифферентны с оптимальным развитием при высоком содержании  $\text{HCO}_3^-$ /.

а - *Melosira ambigua* (Grun.) O. Muell., б - *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata*, в - *M. granulata* var. *angustissima* (O. Muell.) Hust., г - *Cyclotella coxii* var. *oligactis* (Ehr.) Grun., д - *C. coxii* (Ehr.) Kuetz., е - *C. meneghiniana* Kuetz., з - *Stephanodiscus hantzschii* Grun., ж - *S. astraea* (Ehr.) Grun., и - *S. dubius* (Fricke) Hust., к - *Fragilaria orotomensis* Kitt., л - *F. capucina* Desm. var. *capucina*, м - *F. capucina* var. *mesolepta* Rabenh.

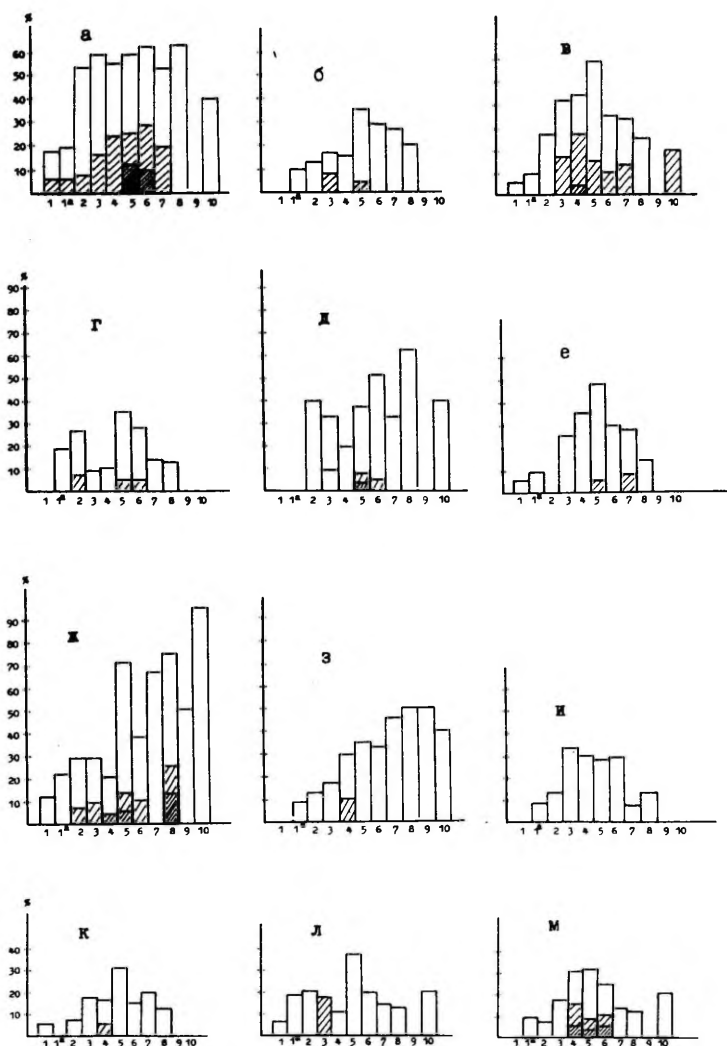


Рис. 17 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  / индифференты с оптимальным развитием при высоком содержании  $\text{HCO}_3^-$ .

а - *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun. var. *construens*,  
 б - *F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun., в - *F. brevistriata* Grun., г - *Synedra rumpens* Kuetz., д - *S. ulna* (Nitzsch) Ehr.,  
 е - *Opephora martyi* Herib., ж - *Synedra acus* Kuetz. var. *acus*,  
 з - *S. acus* var. *angustissima* Grun., и - *Achnanthes exigua* Grun.,  
 к - *A. lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*, л - *A. lanceolata* var. *elliptica* Cl., м - *Mastogloia smithii* Thw. var. *lacustris* Grun.

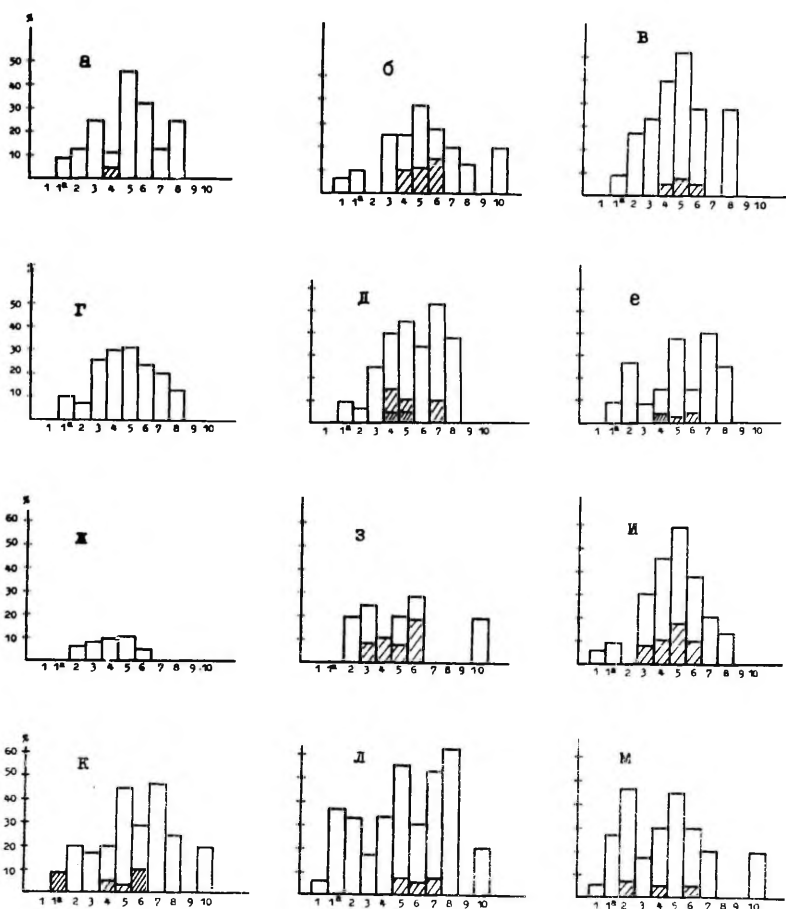


Рис. 18 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  /индифференты с оптимальным развитием при среднем и высоком содержании  $\text{HCO}_3^-$  /.

а - *Amphipleura pellucida* Kuetz., б - *Navicula cryptocephala* Kuetz. var. *veneta* (Kuetz.) Grun., в - *N. cryptocephala* var. *cryptocephala*, г - *N. lanceolata* (Ag.) Kuetz., д - *Epi-themia sorex* Kuetz., е - *E. turgida* (Ehr.) Kuetz., ж - *Cymbella hybrida* Grun., з - *C. cesatii* (Rabenh.) Grun., и - *C. helvetica* Kuetz., к - *Gomphonema acuminatum* Ehr., л - *G. constri-ctum* Ehr., м - *G. gracile* Ehr.

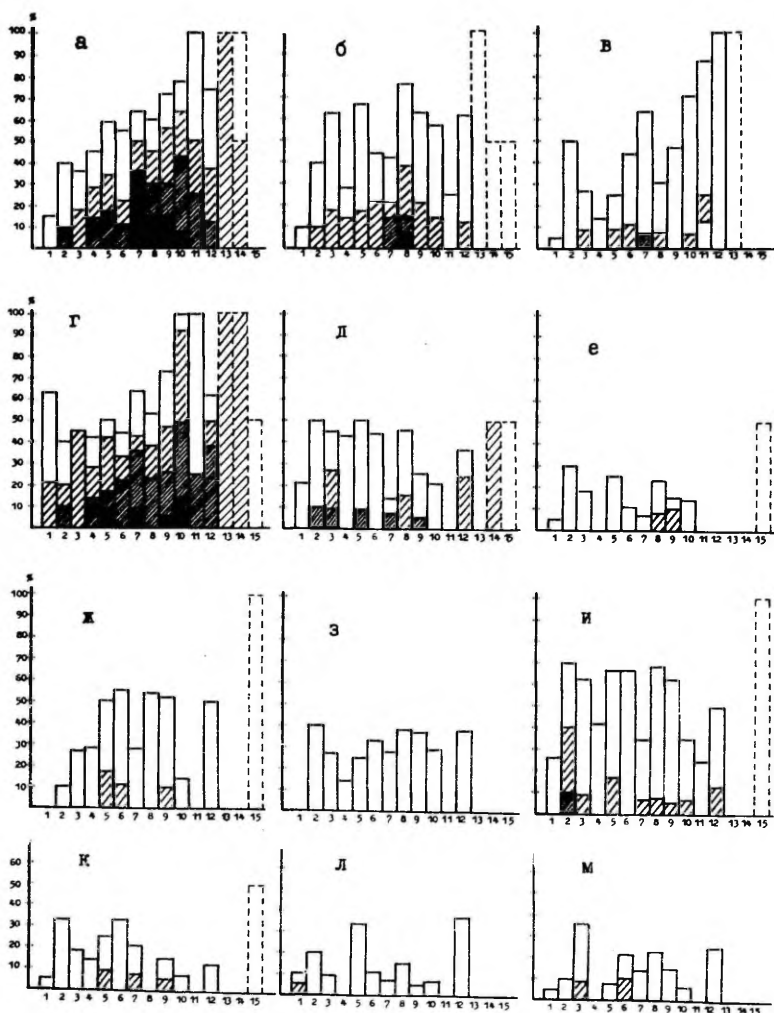


Рис. 23 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{Ca}^{++}$  /индифференты/.

а - *Fragilaria crotonensis* Kitt., б - *F. construens* (Ehr.) Grun., в - *Synedra acus* Kuetz., г - *Asterionella formosa* Hass., д - *Anomoeoneis exilis* (Kuetz.) Cl. var. *exilis*, е - *A. exilis* var. *lanceolata* A. Mayer, ж - *N. cryptocephala* Kuetz. var. *cryptocephala*, з - *N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun., и - *N. radiosa* Kuetz. var. *radiosa*, к - *N. radiosa* var. *tenella* (Bréb.) Grun., л - *Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehr., м - *Cymbella angustata* (W. Sm.) Cl.

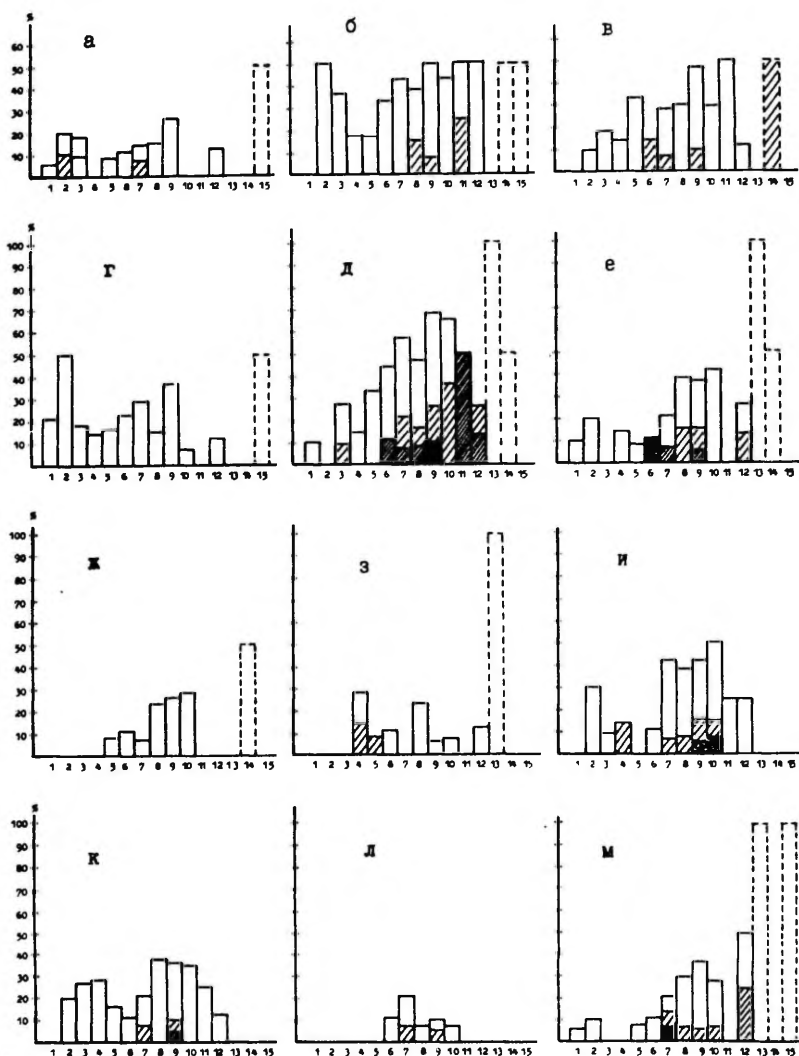


Рис. 24 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении Са<sup>++</sup> /индифференты и кальцифилы/

а - *Cymbella obtusa* Greg., б - *Gomphonema constrictum* Ehr., в - *G. acuminatum* Ehr., г - *Nitzschia palea* (Kuetz.) W. Sm., д - *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata*, е - *M. granulata* var. *angustissima* (O. Muell.) Hust., ж - *M. varians* Ag., з - *Cyclotella stelligera* Cl. et Grun., и - *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., к - *S. dubius* (Fricke) Hust., л - *Rhizosolenia longisetata* Zacharias, м - *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag.

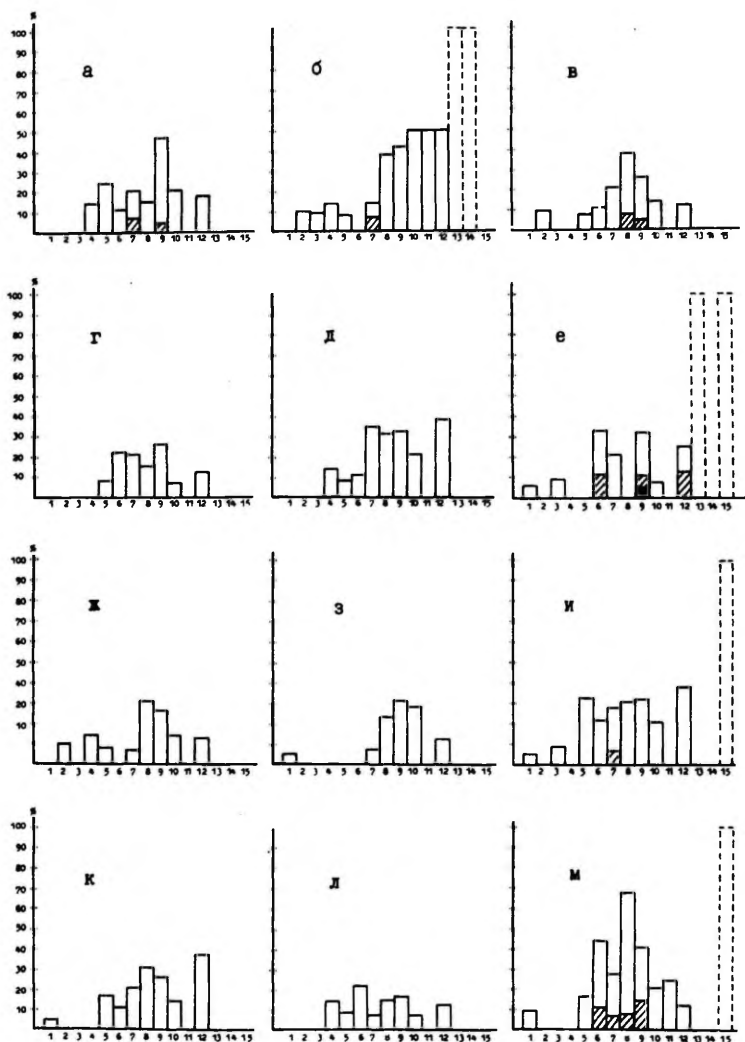


Рис. 25 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении Са<sup>++</sup>/кальцифилм/.

а - *Synedra parasitica* (W.Sm.) Hust., б - *S. acus* var. *angustissima* Grun., в - *Opephora martyi* Herib., г - *Eucocconeis flexella* Kuetz., д - *Achnanthes clevei* Grun., е - *Maatoglomis smithii* var. *lacustris* Grun., ж - *Navicula cinota* (Ehr.) Kuetz., з - *N. scutelloides* W.Sm., и - *N. oblonga* Kuetz., к - *N. tusculea* (Ehr.) Grun., л - *Caloneis silicula* (Ehr.) Cl., м - *Cymbella holvetica* Kuetz.

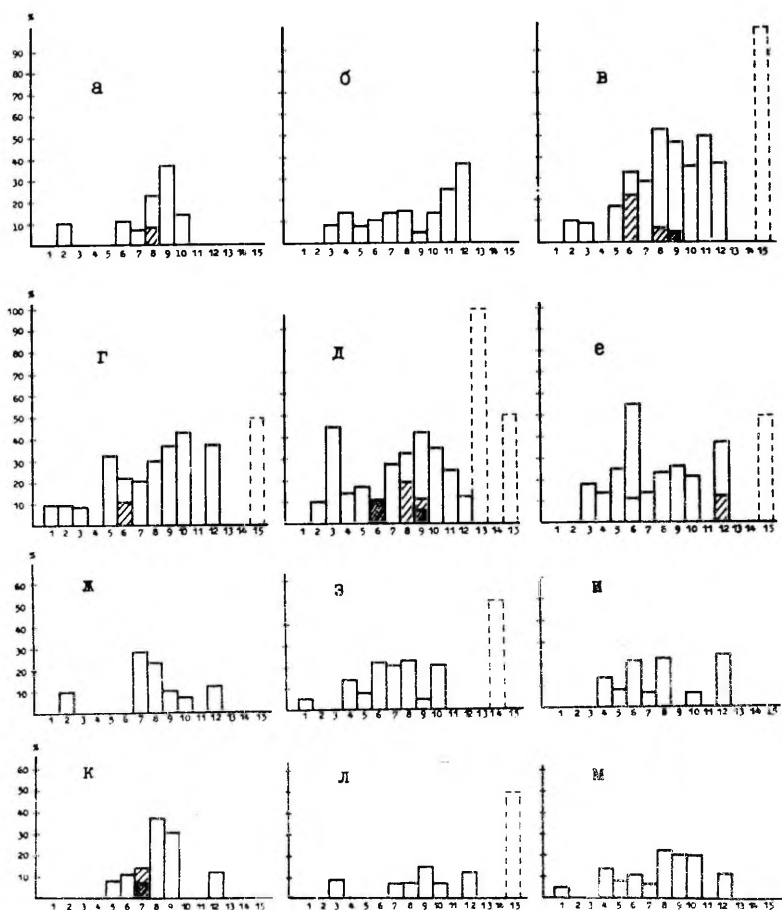


Рис. 26 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении Са<sup>++</sup> /кальцифилы/.

а - *Cymbella leptoceros* (Ehr.) Grun., б - *Amphiprora ornata* Bail., в - *Epithemia sorex* Kuetz., г - *E. zebra* (Ehr.) Kuetz. var. *zebra*, д - *E. zebra* var. *porcellus* (Kuetz.) Grun., е - *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Muell., ж - *Nitzschia amphibia* Grun., з - *N. angustata* (W. Sm.) Grun. var. *angustata*, и - *N. angustata* var. *acuta* Hantzsch, к - *N. denticula* Grun., л - *N. vermicularis* (Kuetz.) Grun., м - *Burirella biseriata* Bréb.

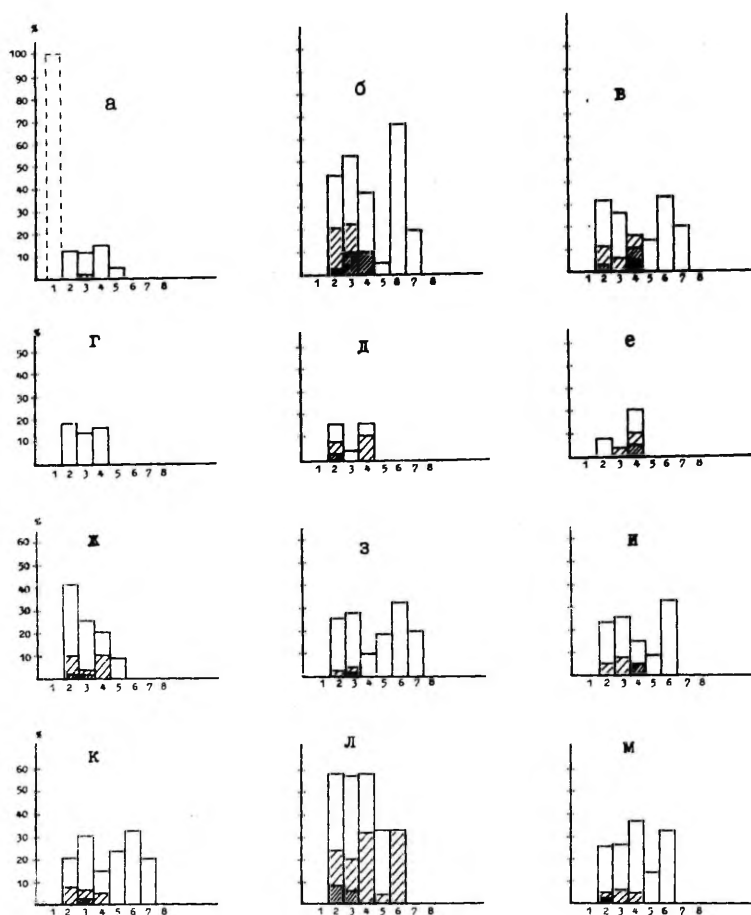


Рис. 27 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./-. Таксоны предпочитающие низкое содержание органических веществ.

а - *Melosira distans* (Ehr.) Kuetz. var. *alpigena* Grun., б - *M. granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata*, в - *M. granulata* var. *angustissima* (O. Muell.) Hust., г - *M. varians* Ag., д - *Attheya zachariasii* Brun, е - *Rhizosolenia longiseta* Zacharias, ж - *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., з - *S. dubius* (Fricke) Hust., и - *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., к - *Fragilaria pinnata* Ehr., л - *F. capucina* Desm. var. *capucina*, м - *F. capucina* var. *mesolepta* Rebenh.

Группы дихром. окисл.: 1 - 0-10,0 мг/л  $O_2$ , 2 - 10,1-20,0 мг/л  $O_2$ , 3 - 20,1-30,0 мг/л  $O_2$ , 4 - 30,1-40,0 мг/л  $O_2$ , 5 - 40,1-50,0 мг/л  $O_2$ , 6 - 50,1-60,0 мг/л  $O_2$ , 7 - 60,1-70,0 мг/л  $O_2$ , 8 - >70,1 мг/л  $O_2$ .



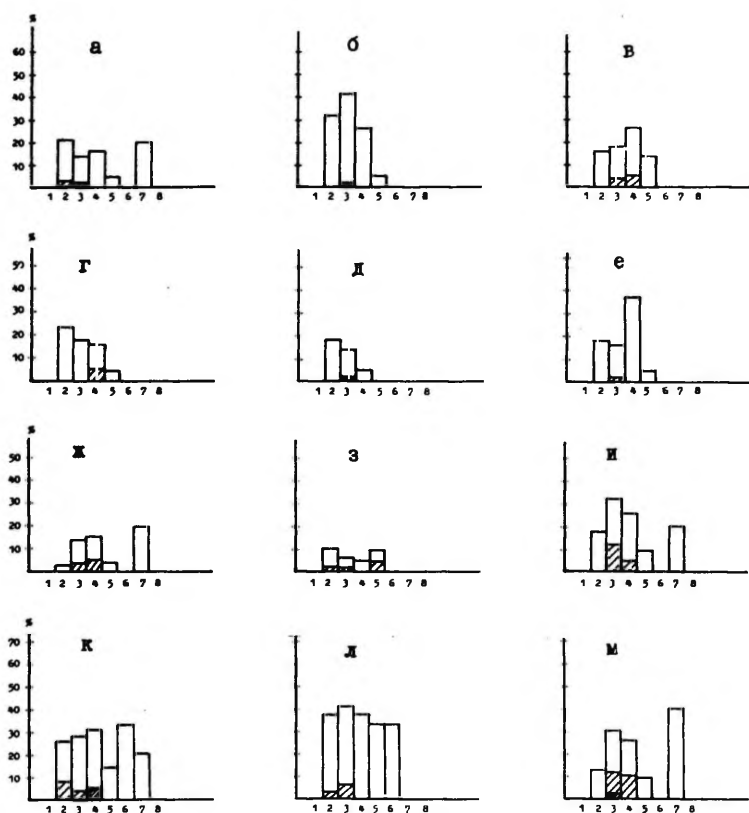


Рис. 28 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./ Таксоны предпочитающие низкое содержание органических веществ.

а - *Opephora martyi* Herib., б - *Synedra acus* Kuetz. var. *angustissima* Grun., в - *S. rumpens* Kuetz., г - *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *elliptica* Cl., д - *Navicula scutelloides* W.Sm., е - *N. schoenfeldii* Hust., ж - *Cymbella cesatii* (Rabenh.) Grun., з - *C. hebridica* (Greg.) Grun., и - *C. helvetica* Kuetz., к - *G. scuminatum* Ehr., л - *G. constrictum* Ehr., м - *G. intricatum* Kuetz.

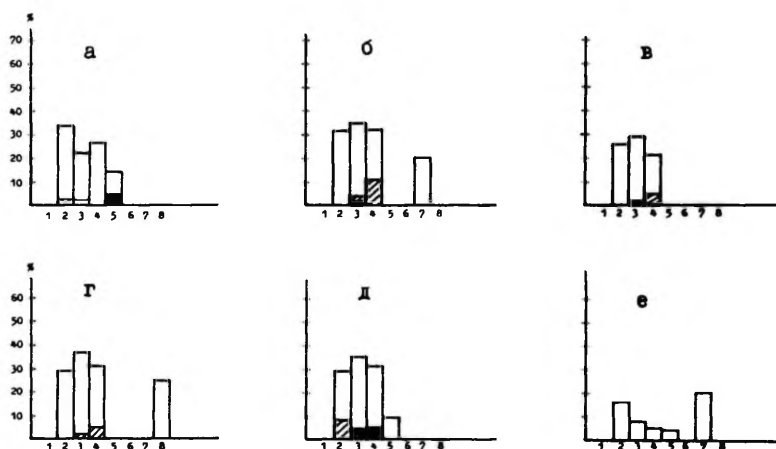


Рис. 29 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./. Таксоны предпочитающие низкое содержание органических веществ.

а - *Gomphonema parvulum* (Kuetz.)Grun., б - *Epithemia sorrex* Kuetz., в - *E. turgida* (Ehr.)Kuetz., г - *E. zebra* (Ehr.)Kuetz. var. *zebra*, д - *E. zebra* var. *porcellus* (Kuetz.)Grun., е - *Cymatopleura elliptica* (Bréb.)W.Sm.

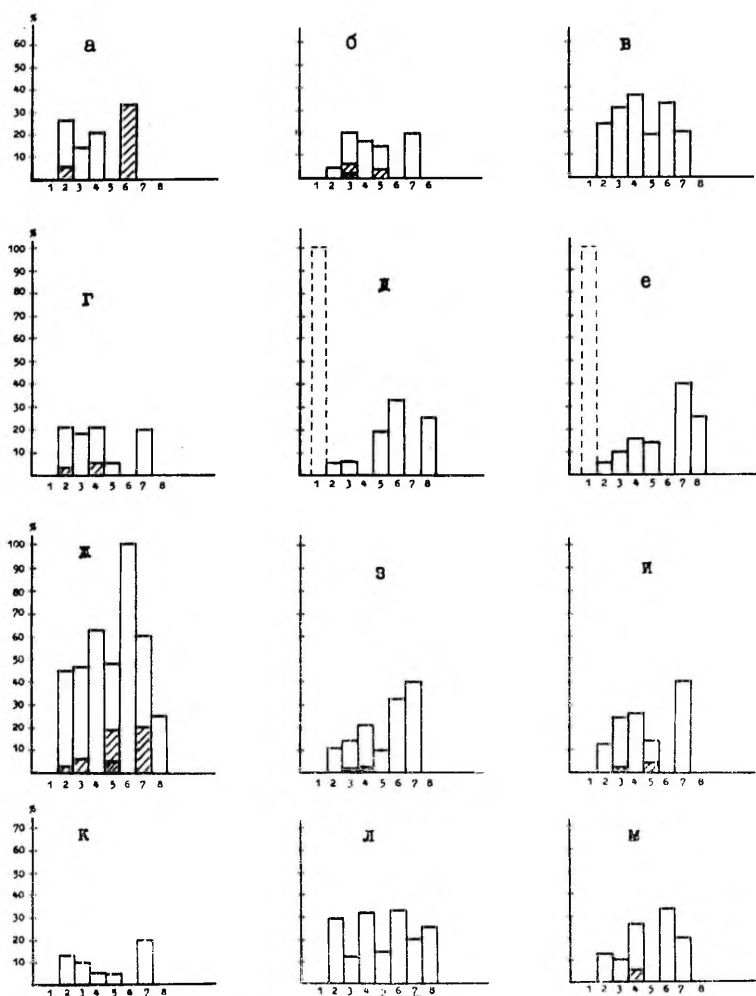


Рис. 30 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./: Сульфидиференты.

а - *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun., б - *Mastogloia smithii* Thw. var. *lacustris* Grun., в - *Navicula cryptocephala* Kuetz. var. *intermedia* Grun., г - *N. cryptocephala* var. *veneta* (Kuetz.) Grun., д - *Pinnularia gibba* Ehr., е - *P. major* (Kuetz.) Cl., ж - *Navicula radiosa* Kuetz., з - *Cymbella angustata* (W.Sm.) Cl., и - *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Muell., к - *Nitzschia amphibia* Grun., л - *N. palea* (Kuetz.) W.Sm., м - *Surirella biseriata* Bréb.

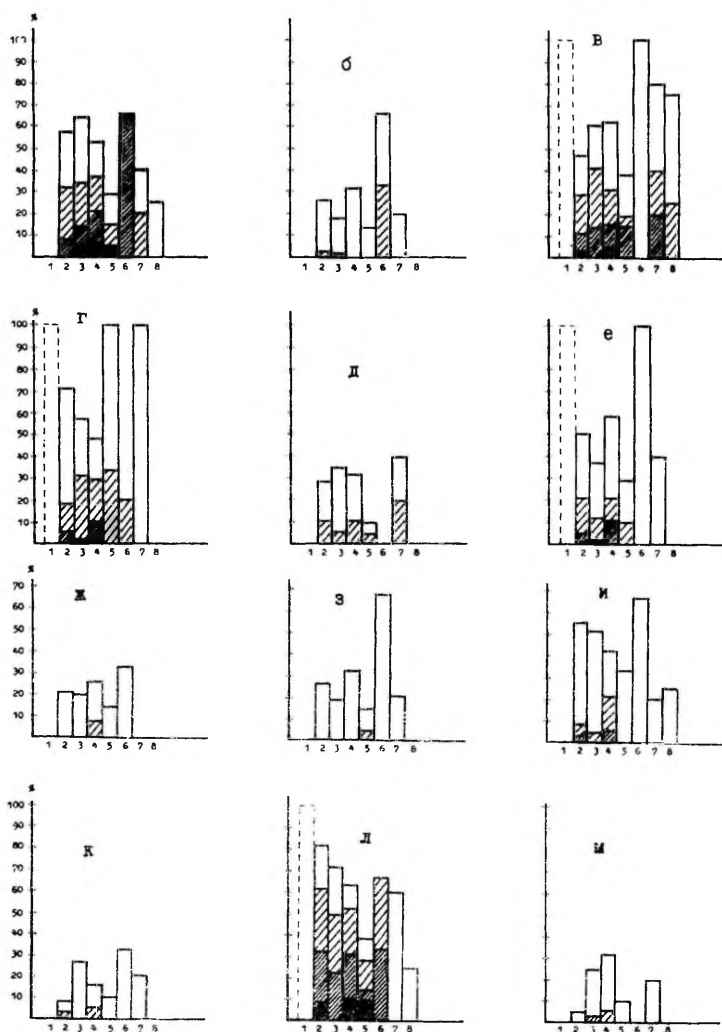


Рис. 31 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./ Сульфидиференты и индифференты с оптимальными развитием при низком содержании органических веществ.

а - *Melosira ambigua* (Grun.) O. Muell., б - *Cyclotella meneghiniana* Kuetz., в - *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz., г - *T. flocculosa* (Roth.) Kuetz., д - *Fragilaria brevistriata* Grun., е - *F. construens* (Ehr.) Grun., з - *F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun., и - *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun., м - *Synedra acus* Kuetz., к - *S. parasitica* (W. Sm.) Hust., л - *Asterionella formosa* Hass., н - *Eunotia pectinalis* (Dillw.) Kuetz.) Rabenh.

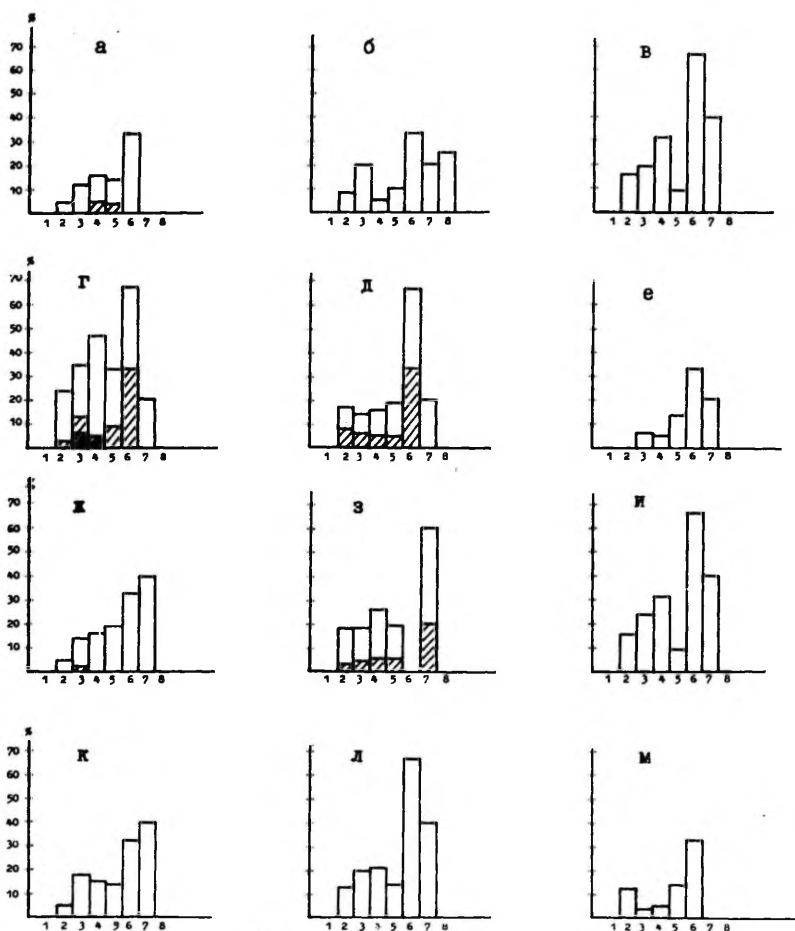


Рис. 32 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./ Индикаторы с оптимальным развитием при повышенном содержании органических веществ.

а - *Cyclotella stelligera* Cl. et Grun., б - *Eunotia alpina* (Næg.) Hust., в - *Achnanthes exigua* Grun., г - *Anomoeoneis exilis* (Kuetz.) Cl., д - *Achnanthes linearis* (W.Sm.) Grun. var. *pustilla* Grun., е - *Anomoeoneis seriata* (Bréb.) Cl. var. *brachysira* (Bréb.) Hust., ж - *Stauroneis anceps* Ehr., з - *Stauroneis phoenicenteron* Ehr., и - *Navicula bacillum* Ehr., к - *N. dicephala* (Ehr.) W.Sm., л - *N. cuspidata* Kuetz., м - *N. pseudoscutiformis* Hust.

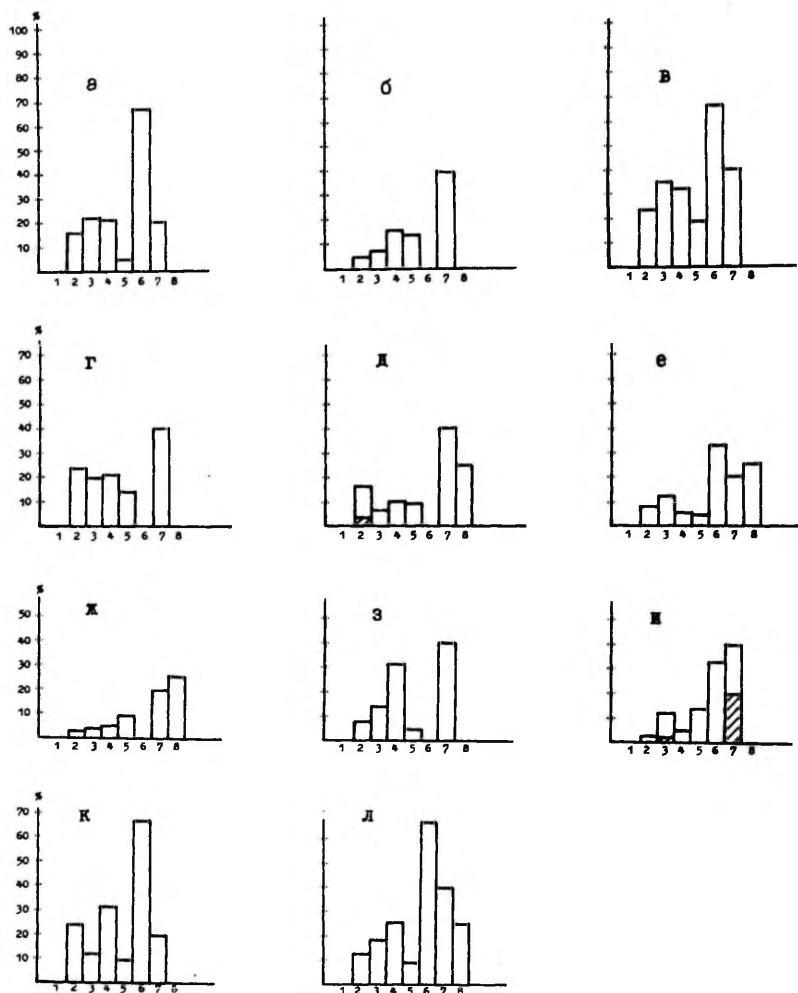


Рис. 33 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл./ Индифференты с оптимальным развитием при повышенном содержании органических веществ.

а - *Navicula lanceolata* (Ag.) Kuetz. var. *lanceolata*, б - *N. lanceolata* var. *cymbula* (Donk.) Cl., в - *N. pupula* Kuetz., г - *N. oblonga* Kuetz., д - *Pinnularis interrupta* W.Sm., е - *P. mesolepta* (Ehr.) W.Sm., ж - *P. microstauron* (Ehr.) Cl., з - *P. viridis* (Nitzsch) Ehr., и - *Cymbella obtusa* A.Mayer, к - *Nitzschia gracilis* Hantzsch, л - *Cymatopleura solea* (Bréb.) W.Sm.

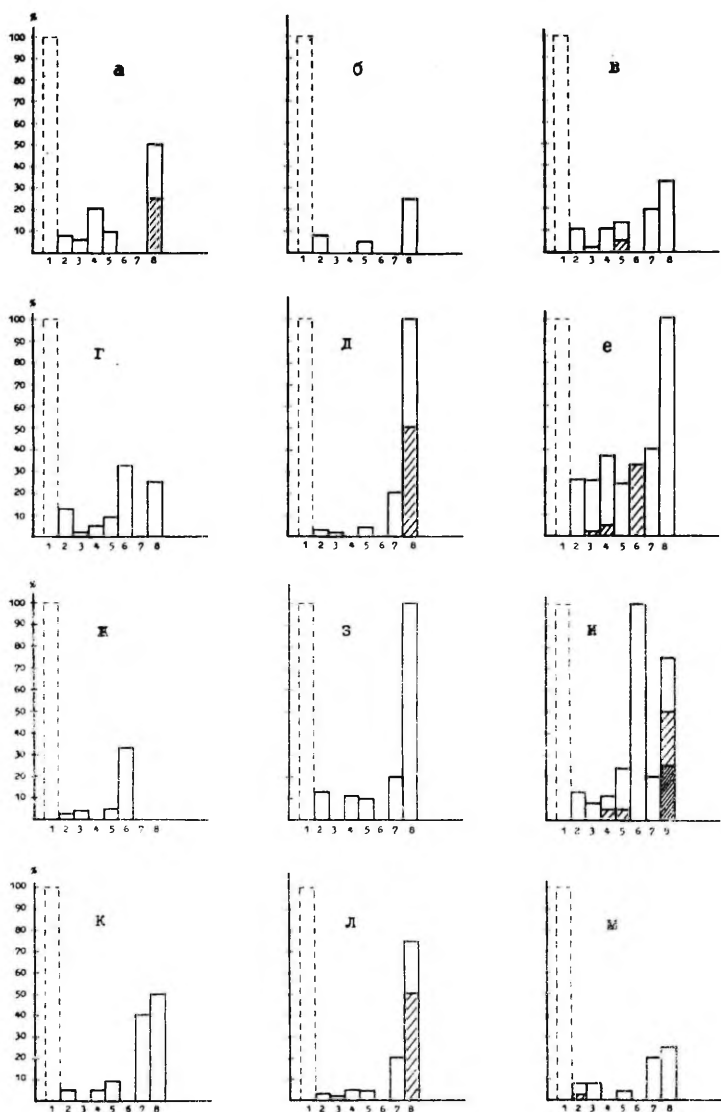


Рис. 34 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении органических веществ /дихром. окисл.%. Индифференты с оптимальным развитием при очень низком и очень высоком содержании органических веществ.

а - *Melosira distans* (Ehr.)Kuetz., б - *Tabellaria binalis* (Ehr.)Grun., в - *Eunotia exigua* (Bréb.)Rabenh., г - *E. faba* (Ehr.)Grun., д - *E. robusta* Ralfs, е - *E. lunaris* (Ehr.)Grun., ж - *E. sudetica* O.Muell., з - *E. tenella* (Grun.)Hust., и - *E. veneris* (Kuetz.)O.Muell., к - *Frustulia rhomboides* (Ehr.)D.T. var. *rhomboides*, л - *P. rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.)D.T., м - *Navicula subtilissima* Cl.

Э. Г. КУКК

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

SCENEDESMUS ACUTUS MEYEN.

Проблема морфологической изменчивости сценедесмусов затрагивается во многих альгологических работах /Троицкая, 1933, Ягужинский, 1935, 1937, Andreesen, 1913, Chodat, 1909, 1913, Hortobágyi, 1960, 1962, 1964, Skuja, 1956, Smith, 1916, Uherkovich, 1956, 1966, Wille, 1919 и ряда других/. Одни авторы /Троицкая, Andreesen, Wille/ полностью отрицают существование у протококковых водорослей внутри вида какого-то количества мелких константных форм, другие /Ягужинский, Chodat, Hortobágyi, Uherkovich/ явно высказывают, за то, что большинство видов протококковых, особенно виды рода *Scenedesmus*, состоят из множества константных единиц. По мнению первых авторов индивидуальные морфологические изменения протококковых водорослей не имеют никакого систематического значения, другие, наоборот, утверждают, что любой признак в какой то мере изменчив и "... изучение этой изменчивости дает нам возможность отличать одну форму от другой, один вид от



другого. Поиски же признака, не подверженного изменчивости, обречены на неудачу, в то время как амплитуды изменчивости комплекса признаков являются характерными для той или иной систематической единицы" /Ягужинский 1936/.

В некоторых случаях изменения морфологических признаков так велики, что они выходят даже из рамок признаков рода, не говоря уже о видах. Это вероятно и послужило основанием соединения многих систематически далеких протококковых. Такое непродуманное укрупнение видов вряд ли дает хорошие результаты. Поучительным примером является из рода *Scenedesmus* вид *Sc.bijugatus*/Turp./Kütz. Под этим названием определены и определяются разными авторами всевозможные безостистые однорядные 2-32-клеточные ценобии, с размерами клеток-шириной 3-8 $\mu$  длиной 7-25 $\mu$ , несмотря на то, что уже Сюда /Chodat, 1926/ доказал несостоятельность этого "вида".

В условиях культуры, где почти все условия выращивания в широких пределах колеблются, изменения морфологических признаков очень большие. На это обратили внимание уже многие систематики и физиологи. Интересным является факт, что в некоторых случаях можно найти параллельные изменения и на природном материале и в разных географических районах.

Несколько лет назад нам были предоставлены для определения клональные материалы одного вида *Scenedesmus*, выделенного в альгологически чистую культуру из планктона одного озера ЭССР. Эта водоросль выращивалась в модифицированной питательной среде Краусса с ежедневным добавлением азота /в виде нитрата калия/ 1,0; 2,0; 5,0; 10,0; 15,0 и 20,0 мг/л.

Культуры освещались круглосуточно лампами типа ДС-40 при интенсивности света  $0,025 \pm 0,004$  кал/см<sup>2</sup> сек. и перемешивались продуванием воздуха 1,5-2,5 л/мин. обогащенного углекислым газом /0,5-1%/ через стеклянные фильтры. Температура воздуха в помещении поддерживалась в пределах, от 25 до 29° С /Яска, 1964/.

В начале опыта /после двух-трехдневного культивирования/ пениции и отдельные клетки больше всего соответствовали признакам *Sc. arcuatus* var. *capitatus* G. M. Smith /под этим названием они приведены и во вышецитированной работе/. Более подробное наблюдение за изменением морфологии клеток и пениций на разных этапах опыта дало совсем неожиданные результаты.

Оказалось, что в таких условиях, когда в питательной среде азота много, в среде почти исключительно встречались отдельные клетки /монодесмоидная стадия или бесформенные пениции с овальными клетками /Рис. 9, II, I4, I6, I7, 20, 2I, 24, 25 а также I, 2, 4/. Нередки были и клетки с явными признаками деления протопласта /5, IO, I3/.

Были обнаружены многие клетки, которые на первый взгляд имеют мало общего с представителями рода *Scenedesmus* /как например, рис. 7, 8, 23, 35/. Чем меньше в среде азота, тем больше материал приобрел типично сценедесмоидный, пенициальный облик. Первые пениции образовались очень неустойчивые, с различным количеством клеток в пенициях /рис. I, 2, 4, I5, I9/. Некоторые пениции были вполне сходны пенициями, описанными Хортобадьи под различными названиями /Hortobágyi, 1962,

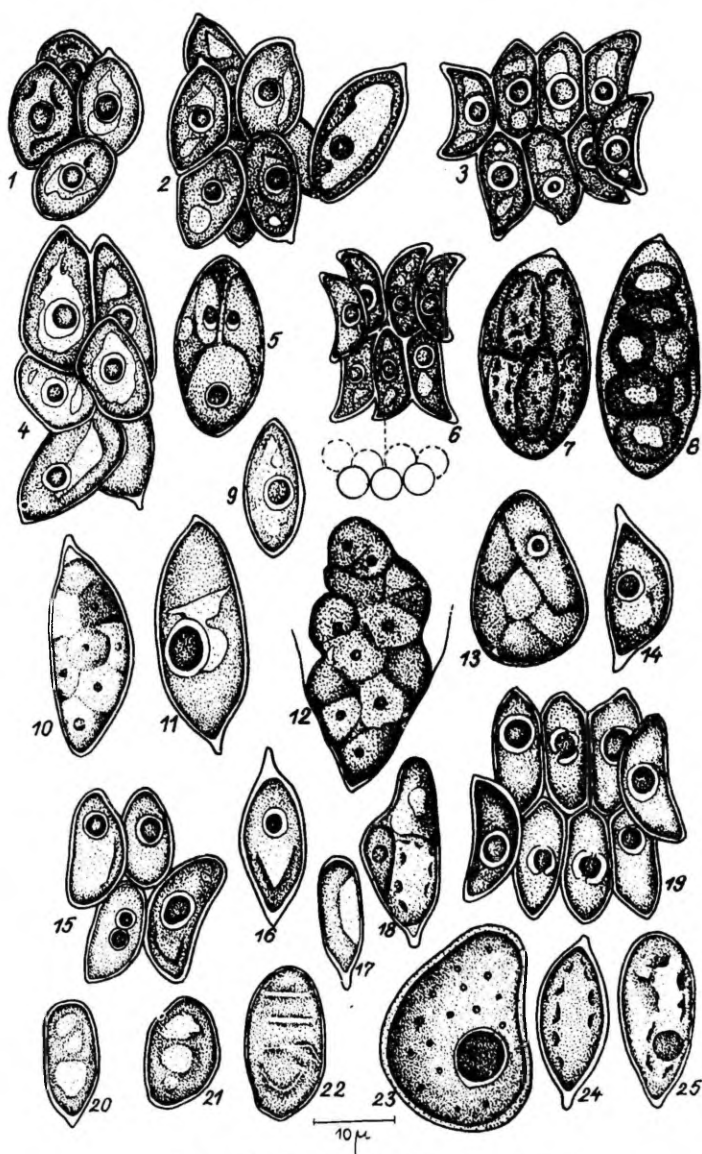


Рис. I-25. объяснения в тексте.

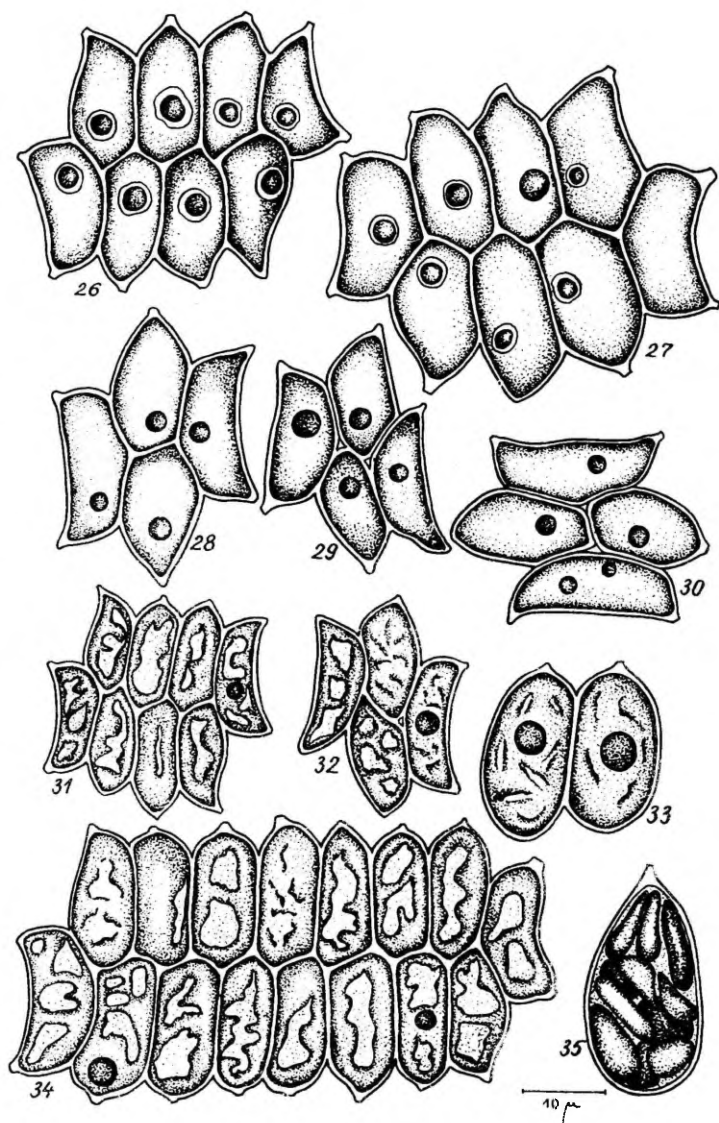


Рис. 26-35. объяснения в тексте.

рис. 2 sub Sc. arcuatus Lemm., fig. 8, sub Sc. arcuatus var. capitatus G. M. Smith; Hortobágyi 1957 fig. 225-226, sub Sc. arcuatus Lemm./. В условиях азотного голодания чаще всего образовались четырех- или восьмиклеточные ценобии и как исключение, также двух- или шестнадцатиклеточные /рис. 26-34/. В предельных условиях азотного голодания в клетках исчезла лопастевидная структура хроматофоров /рис. 26-30/. Подобные ценобии во многом напоминают ценобии Sc. acutus Meyen, изображенные Хортобадьи и Гиллиар /Hortobágyi, Hilliard, 1964; рис. 148, 151 и др./. Ценобии с лопастевидными хроматофорами в клетках образовались также на твердом агаре. Можно предполагать, что это все Sc. acutus, который в различных условиях культивирования /или местообитания/ приобретает различный облик.

В хороших условиях питания, видимо, выходят автоспоры из материнской клетки раньше, чем могут располагаться в новые дочерные ценобии и клетки продолжают одноклеточный образ жизни /рис. 10, 12, 13/. В некоторых случаях дочерные клетки выходят из материнской с неполными оболочками /рис. 12/. Немалую роль в условиях культуры наверно играет и механическое действие перемешивания культуры.

При формальном отношении к морфологическим признакам можно определять рассматриваемый материал под разными видовыми /или даже родовыми/ названиями. На рис. 7 и 8 изображены стадии, вполне тождественны представителям рода Oocystis.

Уместно отметить, что подобную картину в развитии Sc. acutus наблюдали Хортобадьи и Гиллиар в окислительном /биологическом/ пруду на Аляске в 1963 году /Hortobágyi, Hil-

liard, 1964/, а Скуя на шведских материалах /Skuja, 1956/.

Двухрядные, без отверстия между клетками ценобии выделяет Ухеркович /Uherkovich, 1966/ в самостоятельную форму *Sc. acutus* f. *costulatus* /Chod./ Uherk. /= *S. costulatus* Chod./. По его словам эта форма: "... отличается от типичной двухрядным или беспорядочным паренхиматическим строением ценобии" /op. cit./. По размерам наши материалы превышают данные f. *costulatus*, приведенные в монографии Ухерковича /8-12 $\mu$ х 3-6 $\mu$ / /у нас 10-20 $\mu$ х 5-10 $\mu$ /.

По данным Ухерковича /Uherkovich, 1956/, Хортобады /Hortobágyi, 1960/ и многих других у сценедесмусов в условиях культуры нередки следующие изменения: округление клеток, увеличение размеров, явное утолщение оболочки, неполное развитие остей, легкое расщепление ценобии, микрофрагментация клеточного содержимого и т. д.

Как оценить эти изменения? Во всяком случае нельзя повторять ошибку Троицкой /1933/, которая без всяких оговорок относит в синонимику исследованного ею вида все ранее списанные виды и разновидности, морфологически тождественные с полученными ею модификациями в культурах. По мнению Еленкина /1936/ ошибка Троицкой в том, что она исходит от чистых культур к природе, а не от природы к чистым культурам, как это принято.

В основу таких серьезных теоретических обобщений должны быть положены экологические наблюдения в природе, нужно выявить экологический характер всех возникшихся форм. Не исключена возможность, что возникшие в искусственных средах

формы морфологически сходны с живущими в естественных условиях обитания, но не имеют с последними ничего общего кроме морфологического сходства. Нельзя забывать, что многие *Scenedesmus* факультативные сапрофиты — они способны усваивать из среды кроме органического углерода даже органический азот. Большое количество органических веществ в среде не может не оказывать влияние на обмен веществ, на структуру и морфологию клеток и ценобий.

По мнению Хортобальи /Hortobágyi, 1962/, как отличительные признаки для форм можно принимать такие отдельные признаки:

необычайно большие размеры клеток,  
альтернативное расположение клеток,  
двурядные ценобии,  
утолщения на концах клеток,  
пунктированная, бородавчатая, гранулированная оболочка  
и т. д.

Как мы видим, у нашего материала ни один признак /кроме двурядного расположения клеток/ не встречается стабильно. Поэтому мы считаем достоверным определять вышеописанный культуральный материал как *Scenedesmus acutus* Meyen, который по строению ценобий и по размерам занимает промежуточное положение между *S. acutus* f. *acutus* и *S. acutus* f. *costulatus* /Chod./ Uherk.

#### ЛИТЕРАТУРА

Еленкин А. А., 1936. Синезеленые водоросли I Общая часть. М.—Л.

- Троицкая О. В., 1933. К морфологии и систематике протококковые водорослей. Тр. Бот. Инст. АН СССР сер. 2, I.
- Наска В., 1964. Влияние различных источников азота на химический состав зеленых водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. и *Chlorococcum botryoides* Rabenh. ENSV TA Toim. 13 Biol. seer. 2.
- Ягужинский С. Н., 1936. Наблюдения над изменчивостью *Scenedesmus* Meyen. Докл. АН СССР 4 /8-9/.
- Ягужинский С. Н., 1936. Наблюдения над изменчивостью остистых видов рода *Scenedesmus* Meyen. Зап. Болшевск. биол. ст. 9.
- Ягужинский С. Н., 1937. Наблюдения над изменчивостью в клонах безостных видов рода *Scenedesmus* Meyen. Зап. Болшевск. биол. ст. 10.
- Andreesen, H., 1913. Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von *Scenedesmus acutus* Meyen. Kiel.
- Chodat, R., 1909. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genève.
- Chodat, R., 1913. Monographies d'algues en culture pure. Matériaux pour la flore cryptogamique Suisse. 4.
- Chodat, R., 1926. *Scenedesmus*. Étude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydrobiologie. Rev. Hydrob. 3.
- Hortobágyi, T., 1957. Algen aus zwei Fischteichen von Hortobágyi Egri Pedagóg. Főisk. Evkönyve 3.
- Hortobágyi, T., 1960. Das mehrmonatige Leben von Algen eines austrocknenden Teichbettes unter erschwerten Be-



dingungen /im Laboratorium/. Acta Biol. Acad. Sc. Hung.

10.

Hortobágyi, T., 1962. Parallele Morphosen /Konvergenzen, Abnormitäten/ bei der Gattung Scenedesmus. Acta Bot. Acad. Sc. Hung. 8.

Hortobágyi, T., 1964. Die Konvergenzen und deren Bedeutung bei der Gattung Scenedesmus. Biol. Közlem. 11.

Hortobágyi, T. and D. K. Hilliard, 1965. Notes on the Algae from an Alaskan Oxidation Pond with the Description of a New Genus. Acta Biol. Hung. 11.

Skuja, H., 1956. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Ups. Ser. IV, 16 (3).

Smith, G. M., 1916. A monograph of the algal genus Scenedesmus based upon pure culture studies. Transact. Wisconsin. Acad. Sc. Arts and Lett. 18.

Uherkovich, G., 1956. Morphologische Veränderungen an Scenedesmus-Arten unter künstlich beeinflussten Zuchtbedingungen. Pécsi Pedag. Főisk. Évkönyve 1.

Uherkovich, G., 1966. Die Scenedesmus-Arten Ungarns. Budapest.

Wille, N., 1919. Über die Variabilität bei der Gattung Scenedesmus. Nyt. Mag. Naturvidenskab. 56.

ON THE MORPHOLOGICAL  
VARIABILITY OF SCENEDESMUS  
ACUTUS MEYEN

E. Kukk

Summary

Due to the variation of nitrogen amount in the Krauss's modified medium the morphology of the clonal *Scenedesmus acutus* Meyen culture changed to such an extent that in some cases it lost its characteristic generic properties.

Under redundancy of nitrogen autospores probably leave the mother cells before the formation of new coenobies. When the amount of nitrogen decreased the culture was of typical scenedesmoid appearance. Under redundancy of nitrogen the monodesmoid stadium was prevalent in the culture.

Fig. The Culture under redundancy of nitrogen (5; 7-18; 23-25; 35). The Culture in the transitional period (1-4; 6; 19). The Culture under deficiency of nitrogen (26-32; 34).

A. RAITVIL

ONCE MORE ON NEOGYROMITRA  
CAROLINIANA

R.A. Maas Geesteranus (1965) has reported the occurrence of North-American species *Neogyromitra caroliniana* (Bosc ex Fr.) Imai in Europe.

Bosc described in 1811 a species under name *Morchella caroliniana*. His description and figure are quite inadequate although a suggestion can be made that it is a *Gyromitra* or *Neogyromitra* instead of being a *Morchella*. As there is evidently no original material remained for typification, the name *Morchella caroliniana* Bosc ex Fr. should be considered a nomen dubium.

The later applications of this name had been rather unclear too and evidently based on no concrete material until Seaver (1928) applied it for a North-American *Neogyromitra* (sub *Elvela*) and included European *Gyromitra gigas* in his concept of the species.

*Elvela caroliniana* (Bosc ex Fr.) Seaver is evidently a nomen confusum. In 1928 Seaver describes the spores of this species as "narrow-ellipsoid and often apiculate; usually containing one large oil-drop and often two smaller ones, at first smooth, becoming sculptured; spore sculpturing assuming the form of minute warts or occasionally reticulations." From this description (no spore measurements

given!) and key, where he writes:

spores fusoid, strongly apiculate 13. *E. caroliniana*  
spores ellipsoid, not strongly apiculate 14. *E. Under-*  
*woodii*

becomes clear that originally he included European *Gyromitra gigas* and/or its North-American equivalent in his concept of the species. In his supplement, however, (Seaver, 1942) he describes under this name collections characterized by spores with warted ornamentation (Seaver, 1942: 341-342, pl. 72, 73).

Maas Geesteranus (1965) has based his concept of the species on one of the Seaver's collections (U.S.A., Kansas, Baldwin, 1931, leg. W.F. Bruner). After quoting and illustrating Bruner's specimen he writes in the end of the emended generic description of *Neogyromitra*: "Typus generis: *Morchella caroliniana* Bosc sensu Seaver, 1931." (Maas Geesteranus, 1965: 134. It has to be pointed out that there exists only the 1931-year-collection of the fungus and no printed work by Seaver of this year. The statement by Maas Geesteranus cannot, however, be regarded as designation of the neotype for the species.

So we have cleared up that *Morchella caroliniana* Bosc ex Fr. Syst. Myc. 2: 12 (1822) is a nomen dubium, *Morchella caroliniana* Bosc ex Fr. sensu Seaver 1928 is nomen confusum and Maas Geesteranus has applied this name for a *Neogyromitra* characterized by distinctly warted spores. Evidently there is neither type material of *M. caroliniana* Bosc preserved nor can the Bosc's figure serve for type, nor neoty-

pe has been effectively selected. Taking this into account the usage of the name *Morchella caroliniana* Bosc have to be regarded undesirable.

There exists North-American species *Gyromitra brunnea* Underw. described by Seaver as *Elvela Underwoodii* but, however, generally overlooked by contemporary students. Dr. R. P. Korf has kindly sent me 4 fragments of the Underwood's collections for study and choose the lectotype. These collections, numbered 1, 2, 3 and 5 are all labelled as *Gyromitra brunnea* Unde. n. sp. and collected in Greencastle Putnam Co., Indiana: No 1 in May 1892, No 2 in May 1893, No 3 in May 1894, No 5 in May 1893. All these collections belong to the same species and show - except No 3 which is immature - the characteristically warted ornamentation of spores. There is no doubt that *Gyromitra brunnea* Underw. is identical with *Neogyromitra caroliniana* (Bosc ex Fr. sensu Seaver p.p. and Maas G.) Imai and a valid name for this species.

I wonder if there is true European *Neogyromitra gigas* really occurring in North America. 13 North-American collections of *Neogyromitra* in the Herbarium of Department of Plant Pathology, Cornell University (CUP) distribute quite equally between *Gyromitra brunnea* Underw. and a species close to *N. gigas*, but clearly different from it in considerably slender spores. No true *N. gigas* from North America could be found.

Taking into account that the North-American fungus has

distinctly different spores (Fig. 1, 2) it is described in this paper as a new species.

In his recent revision of the genera of the Operculate Discomycetes Eckblad (1968) has regarded the generic name *Neogyromitra* Imai as synonym of *Discina* Fr. It is a quite reasonable action towards to natural classification of

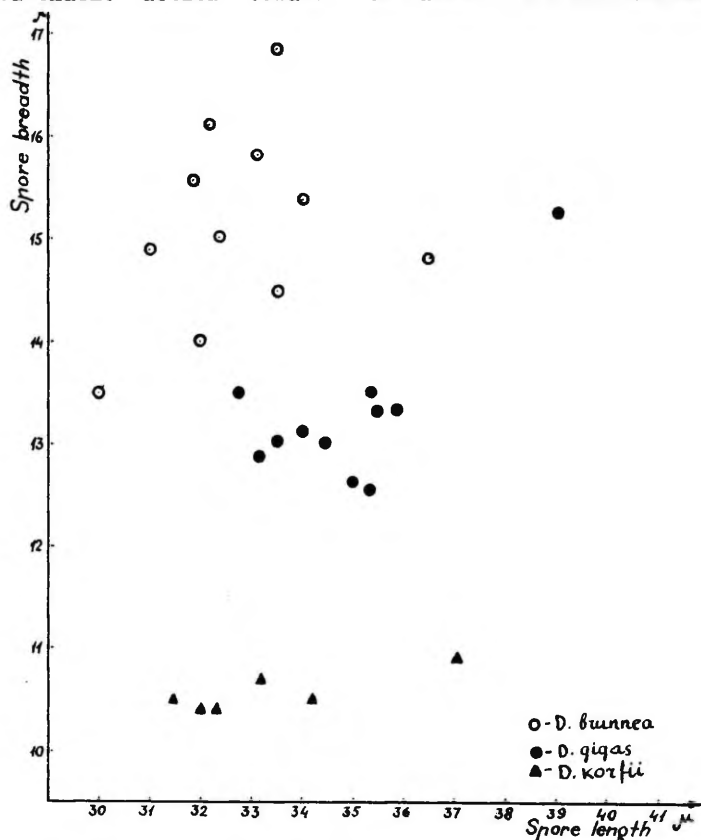


Fig. 1. Spore diagram of *D. brunnea*, *D. gigas* and *D. korfii*.

Discomycetes. However, I would prefer to retain *Neogyromitra* in the genus *Discina* Fr. as section for distinctly pileate and stipitate species. A preliminary revision of the recognized species of this section follows.

DISCINA Fr. SECT. NEOGYROMITRA (Imai emend. Maas G.)

Raitv. comb. nov.

Basion.: *Neogyromitra* Imai, Bot. Mag. Tokyo 46: 174 (1932) emend Maas G. in Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., ser. C, 68 (2): 142 (1965).

1. Spore ornamentation consisting of distinct warts or spines, aggregated at the spore ends ..... *D. brunnea* 1.
- Spore ornamentation consisting of very finely reticulated coating, forming wide plump apiculae at the spore ends ..... 2
2. Spores  $11.3-12.5-13.5-16\mu$  wide<sup>1</sup> ..... *D. gigas* 2.
- Spores  $9.7-10.4-10.9-12\mu$  wide ..... *D. korffii* 3.

1. DISCINA BRUNNEA (Underw.) Raitv. comb. nov.

Basion.: *Gyromitra brunnea* Underw., Proc. Ind. Acad. Sci. 1893, 33 (1894).

*Elvela underwoodii* Seaver North Am. Cup-Fungi (Operculates), 254 (1928).

---

<sup>1</sup>In this study not only the extreme limits of spore measurements are given but also the limits of variability of individual mean values. The latter is given as follows:  $12.5-13.5$ . In the present study for each specimen  $N=20$ .

*Elvela caroliniana* (Bosc ex Fr.) Seaver North Am. Cup-Fungi (Operculates), 253 (1928). (Pro parte).

*Neogyromitra caroliniana* (Bosc ex Fr. sensu Seaver)

Imai in Bot. Mag. Tokyo 46: 174 (1932).

Fruitbodies 12-25 cm high, consisting of stipe and pileus. Pileus irregularly lobed and plicate, dark reddish-brown, chocolate brown or dark brown to brownish-black, 5-12 cm high and wide. Stipe irregularly cylindrical, 5-13 cm high and 2-5 cm in diameter, whitish. Asci cylindrical, long. Spores ellipsoid, apiculate, hyaline, containing a large central oil globule and two (sometimes more) smaller apical oil drops,  $27.5-30-36.5-40/11.6-13.5-15.9-18.3\mu$ . (including ornamentation). Ornamentation consisting of warts and spines which are longer and aggregated on spore ends and so giving the apiculate appearance to the spore. Sometimes the ornamentation forms distinct reticulum. Paraphyses cylindrical with clavate brownish heads.

Distribution: U.S.A., Europe (GDR).

Specimens examined: Underwood 1 (lectotype), 2, 3, 5 (NYBG); CUP-10554, 15065, 21835, 22642, 24032, 24034, Korf-2357; Engelman 2. V 1965 (L).

2. *Discina gigas* (Krombh.) Eckbl. in Nytt Mag. Bot. 15: 99 (1968).

*Gyromitra ussuriensis* L. Vass. in Not. System. Sect.

Crypt. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS 6: 189 (1950).

Fruitbodies 6-15 cm high, consisting of stipe and pileus. Pileus irregularly lobed and plicate, dull ochra



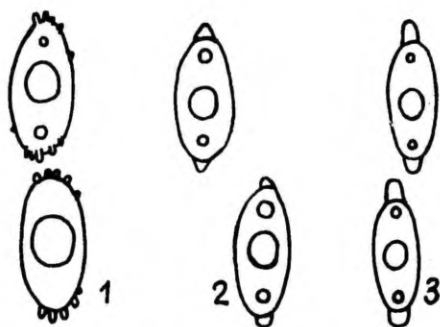


Fig. 2. Spores of *D. brunnea* (1), *D. gigas* (2) and *D. korfii* (3).

aceous to ochraceous-brown. Stipe irregularly cylindrical, comparatively short and stout, whitish, 2-5 cm high and wide. Asci long, cylindrical. Spores ellipsoid-fusoid, sometimes slightly unilateral, apiculate, with a large central oil globule and two smaller apical oil drops,  $29-32.7-35.8-39/11.3-12.5-13.5-16\mu$ . Spore ornamentation consisting of very finely reticulated coating, forming large plump apiculae  $2.8-3.2\mu$  long at the spore ends. Paraphyses cylindrical with clavate brownish heads.

Distribution: Europe and temperate regions of Asia up to the far East.

Specimens examined: TAA-40189, 40364, 60481, 60482; TU-2120, 2130, 6736; Vassiljeva 2. VI 1961 (=TAA-60483).

In Europe *Discina gigas* seems to be connected with the fir forest, growing on buried wood. In Estonia it can be often found in cut-over areas growing around old stumps or directly on decaying stump roots.

This species was described from the Soviet Far East Under name *Gyromitra ussuriensis* L. Vass. I have studied an authentic specimen by Vassiljeva. As any significant difference between the Far East fungus and Estonian material cannot be seen, I have treated it as synonym of *D. gigas*.

In the light of fact that *D. gigas* occurs in Eastern Asia this species might be expected from North America too. Maas Geesteranus (1965) lists several North-American collections of *Neogyromitra gigas*, but, however, I am not sure whether he makes difference between it and *D. korfii*.

I have also seen a collection of *D. gigas* from the Herbarium of Boudier, collected by Barla at Nice (now in CUP: Korf-1894) which has unusually large spores 37-39-42/13.8-15.2-16.2 $\mu$ . The nature of origin and taxonomic value of such extremities is at present quite unclear.

### 3. DISCINA KORFII Raitv. sp. nova

Ascomata pileata e stipitata. Pileus irregulariter lobatus, 5-10 cm in diam., hymenio ochraceo-brunneo vel brunneo. Stipes irregulariter cylindraceous, crassus, albus. Asci cylindracei, octospori. Sporae fusoidaeae vel ellipsoide fusoidaeae, apiculatae, 29.2-31.5-37.0-37.3/9.7-10.4-10.9-12 $\mu$ , 3-guttulatae, hyalinae. Paraphyses cylindraceae, hyalinae, apice incrassatae brunneae.

Ad terram crescit.

*D. gigas* similis, sporis tenuibus differt.

Holotypus: U.S.A., New York, Korf-2631 (CUP).

Fruitbodies consisting of stipe and pileus. Pileus irregularly lobed and plicate, ochraceous-brown to brown, 5-10 cm in diam. Stipe thick, irregularly cylindrical, whitish. Asci cylindrical, long, with rounded apex, J-. Spores fusoid or elliptical fusoid, distinctly apiculate, with a large central oil globule and two small apical oil drops, hyaline,  $29.2-31.5-37.0-37.3/9.7-10.4-10.9-12.0\mu$ . Spore ornamentation consisting of very finely reticulate coating, forming wide plump apiculae  $3-3.5\mu$  long. Paraphyses cylindrical with clavate brownish heads. On the ground.

Close to *D. gigas*, but different in slender spores.

Specimens examined: U.S.A.: CUP-28997, 35997, 38987, 45419, Korf-537, 2631 (Holotype).

Unfortunately I have seen no fresh material of this species and therefore I cannot say whether there are any differences in external appearance of *D. gigas* and *D. korfii*. The spores, although in principle similar to the spores of *D. gigas*, are constantly some 2 slender.

#### Acknowledgements

The author is greatly indebted to Dr. R.P. Korf, Department of Plant Pathology, Cornell University, for loan of extensive collections of Helvellaceous fungi and for the fragments of the type collections of *Gyromitra brunnea* Underw.; and to Dr. R.A. Maas Geesteranus for a European collection of *Discina brunnea* from the Rijksherbarium, Leiden.

## LITERATURE

- Bosc, L.A.G., 1811. Mémoire sur quelques especes de chapignons des parties meridionales de l'Amérique septentrionale. Ges. Nat. Freunde Berlin Mag. 5.
- Maas Geesteranus, R.A., 1965. Einiges über *Neogyromitra caroliniana*. Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Ser. C, 68, 2.
- Seaver, F.J., 1928, 1942. The North American Cup-Fungi. N.Y.
- Vassiljeva, L.N., 1950. Species novae fungorum. Not. System. Sect. Crypt. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS 6.

## ЕЩЕ РАЗ О НЕОГЫРОМИТРА

### CAROLINIANA

А. Райтвийр

### Резюме

В статье приводятся рассуждения о систематике и номенклатуре 3 видов подрода *Neogyromitra* (Imai emend. Maas G.) Raitv. рода *Discina* Fr. Описывается новый для науки вид *Discina korfii* Raitv.

К.А. КАЛАМЭЭС

К С И С Т Е М А Т И К Е И Р А С П Р О С Т -  
Р А Н Е Н И Ю В И Д О В S T R O B I L U R U S  
И В А Е О С П О Р А В Э С Т О Н И И

В литературе можно найти много противоречивых данных о видах пластинчатых грибов (Agaricales) из родов *Strobilurus* Sing. [*Pseudohiatula* (Sing.) Sing. p. p.] и *Ваеоспора* Sing., так называемого "*Marasmius conigenus* комплекса". Этими запутанными видами по точной номенклатуре являются: *Strobilurus esculentus* (Fr.) Sing., *S. stephanocyatis* (Kühn. et Romagn. ex Hora) Sing., *S. tenacellus* (Fr.) Sing. и *Ваеоспора муосура* (Fr.) Sing. Все они растут на шишках ели или сосны. Если познакомиться с этими видами в природе, то каждому легко убедиться, что эта путаница имеет свою основу - макроскопически эти виды между собой нередко совсем не различимы. Единственно пригодными для достоверного определения этих видов являются микроскопические признаки: форма, размеры и некоторые свойства спор, цистид и тканевых элементов, как указано и в работах Р. Зингера (Singer, 1962a, б), М. Мозера (Mosser, 1967), Д.А. Рейда (Reid, 1954), Г. Метро (Métrod, 1949). Большая путаница у ранних авторов

имеется и в номенклатуре этих видов. Благодаря этому в некоторых довольно интересных работах экологического характера (Šeda, 1958; Dittrich, 1935) трудно понять, о каких видах действительно идет речь.

В работах ранних авторов названные виды рассматривались в родах *Collybia*, *Marasmius* или *Muscena*. В 1938 году Р. Зингер (Singer, 1938 a) выделил род *Pseudohiatula* (это название применено Зингером уже в 1936 году, Singer, 1936, в качестве подрода в роде *Muscena*), в который в дальнейшем попали и три первых из названных нами видов. Четвертый же вид перенесен Зингером в 1938 году (Singer, 1938 b) в новый род *Ваеозрога*. Но некоторые авторы и позднее рассматривали эти виды среди рода *Collybia* (Pilát, 1951; Kühner, Romagnesi, 1953; Bohus, Kalmár, 1961; Příklad, Zejbrlík, 1964) или среди *Marasmius* (Pavre, 1939; Métrod, 1949; Reid, 1954). В 1962 году Зингер (Singer, 1962 a) еще раз показал, что биохимические, анатомические и цитологические признаки, а также макроскопические признаки достаточные, чтобы признать *Pseudohiatula* в качестве особого рода. Самым близким родом к *Pseudohiatula* Зингер считает *Marasmius* (секцию *Alliati*), но и от последнего этот род, по Зингеру, резко отличается признаками анатомии шляпки и консистенцией плодовых тел. Но микроскопические признаки, на базе которых был выделен род *Pseudohiatula*, являются и в пределах этого рода слишком гетерогенными, и в 1962 году виды *Pseudohiatula* были Зингером (Singer, 1962 b) распределены между несколькими самостоятельными родами. Наши три вида были включены в

новый род *Strobilurus*.

В отношении номенклатуры видов "*Marasmius conigenus* комплекса" особенно большую путаницу вызывает фризовский вид *Agaricus conigenus* (Fries, 1821). В названной работе Э. Фриз описал четыре вида, интересующих нас: *Agaricus conigenus*, *A. esculentus*, *A. tenacellus* и *A. myosurus*. Последние три являются действительными видами, которые сейчас под такими же названиями признаются. Название *conigenus* было в дальнейшем различными авторами использовано для обозначения всех названных нами четырех видов *Strobilurus* и *Baeospora*. Зингер (Singer, 1962 b) отмечает, что в настоящее время трудно выяснить, с каким именно видом из них идентичен *A. conigenus*. Но некоторые авторы (Lange, 1936; Pearson, Dennis, 1948; Kühner, Romagnesi, 1953; Tuomikoski, 1953; Dennis, Orton, Hora, 1960), кажется, вполне обоснованно придерживаются точки зрения, по которой *A. conigenus* Fr. = *A. myosurus* Fr. Действительно, если сравнить между собой описания *A. conigenus* и *A. myosurus* у Фриза (Fries, 1821 : 132), можно убедиться, что эти описания практически совпадают. Самой важной, пожалуй, является отметка Фриза о том, что пластинки у *A. conigenus* — очень частые (Lam. perangustae, confertae), что по Зингеру является даже отличительным признаком рода *Baeospora*.

Из-за такой путаницы название *conigenus*, конечно, нужно было отбросить и законным признать название *myosurus*. Для обозначения *Collybia conigena* s. Pat., у Фриза совсем не описанного, Кюннер и Романьези (Kühner, Romagnesi, 1953)

взяли новое название *stephanocystis*. Это название является не совсем законным, поскольку оно не было авторами подтверждено латинским диагнозом. Из-за этого нужно акцептировать то же самое название, но под авторством Ф.Б. Гора (Нора, 1960), который дал и латинский диагноз.

Как уже сказано, для разграничения видов „*Marasmius conigenus* комплекса" более существенное значение имеют микроскопические признаки. Но прежде чем приступить к анализу этих признаков, необходимо сказать и несколько слов о макроскопических признаках и различительных признаках экологического характера.

По окраске все четыре вида сильно варьируются в оттенках серого, коричневого и желтого цветов. Окраска, поэтому, может меньше всего быть достаточным признаком их разграничения. Наиболее ясными признаками в некоторых случаях являются размеры шляпки и вид шишек, на которых грибы растут.

Шляпка у *S. esculentus* более мясистая, по диаметру больше (1,5-3 см) и в типичных случаях темнее шляпки остальных видов, у которых она более нежная, меньше по диаметру (0,5-1,5 см) и светлее по окраске. В окраске шляпки *S. stephanocystis* чаще всего имеются желтые или даже охряные оттенки, зато у остальных видов в типичных случаях появляются серые оттенки. *Васоспора муовига* отличается от других видов особенно тем, что пластинки у него чрезвычайно частые.

Довольно хорошими отличительными признаками при разграничении названных видов в некоторых случаях являются



время появления плодовых тел и факт, растут ли грибы на шишках ели или сосны. По эстонским материалам *S. esculentus* растет от осени до весны только на шишках ели, *S. tenacellus* и *S. stephanocystis* - весной (в исключительных случаях до августа) только на шишках сосны, *Ваеоврога муосига* можно найти и на шишках ели и сосны, но только осенью (рис. 4 а-д). Это и в литературе большей частью так выражено. Только Зингер (Singer, 1943) отмечает, что *Marasmius esculentus* реже встречается и на шишках сосны, причем резкой разницы от экземпляров, растущих на шишках ели, в микроскопическом строении нет. Гульден (Gulden, 1966) приводит данные, по которым *Strobilurus tenacellus* в Норвегии два раза найден на шишках ели. Что касается сезонности этих видов, то здесь данные литературы более различны, начиная уже с Фриза. На базе различия сезонного периода Туомикоски (Tuomikoski, 1953) вместо *Agaricus tenacellus* Fr. описал даже новый вид *Pseudohiatula favrei*, учитывая свои весенние находки выше названного вида (по Фризу (Fries, 1821) этот вид появляется только осенью). Но такая интерпретация является недостаточно обоснованной, как отмечают и Зингер (Singer, 1962 b), и Гульден (Gulden, 1966), так как единственный признак - время появления плодовых тел не может быть основой для выделения вида. Кроме того, по данным Гульдена (Gulden, 1966), *Strobilurus tenacellus* в Норвегии найден и осенью (в октябре). Очевидно, сезонность видов „*Marasmius conigenus* комплекса" в различных частях Европы зависит и от географического расположения страны.

Макроскопически меньше всего отличаются два весенних вида на шишках сосны - *S. stephanocystis* и *S. tenacellus*, тем более, что они очень часто растут вместе на одной и той же площадке. Хотя у них имеется некоторое отличие в окраске шляпки (у *S. stephanocystis* преобладает желто-коричневый, у *S. tenacellus* - серо-коричневый цвет), этим признаком практически пользоваться нелегко. Многие авторы до сих пор считали прочным признаком горький вкус мякоти у *S. tenacellus* (Kühner, Romagnesi, 1953; Moser, 1955; Singer, 1962 b). Однако, следует отметить, что и этот признак является неустойчивым. Далеко не все экземпляры *S. tenacellus* имеют горький вкус, и, наоборот, - среди *S. stephanocystis* также были обнаружены одиночные экземпляры с горьковатым вкусом. А. Рикен (Ricken, 1915) тоже указывает на горьковатый вкус *S. stephanocystis* (у него под названием *Collybia esculenta*). Неустойчивость горького вкуса *S. tenacellus* отмечает и Мозер (Moser, 1967). Вспомогательным макропризнаком при разграничении этих двух видов может в кое-какой мере служить опушенность ножки. Под душой можно установить, что верхушка ножки у *S. tenacellus* является очень густо и тесно опушенной от присутствия специальных цистид (каулоцистид), у *S. stephanocystis* верхушка ножки тоже опушенная, но в значительно меньшей мере и разбросанно.

Под микроскопом различия между видами „*Marasmius conigetes* комплекса" являются более ясными и хорошо определяемыми. Амилоидность, размеры спор, характер кожицы шляпки и присутствие или отсутствие пряжек у гиф являются, по Зинге-

ру (Singer, 1962 b) родовыми признаками между *Baeospora* и *Strobilurus*. У рода *Baeospora* кожа шляпки состоит из обыкновенных длинных гиф, споры - амилоидные, мелкие (в 2-3 раза меньше спор видов рода *Strobilurus*), гифы - с пряжками. У рода *Strobilurus* кожа шляпки состоит из коротких, вздутых и регулярно расположенных клеток, т.е. подобна на гимении (гименииподобная) (рис. 3 а, б), споры - неамилоидные, гифы - без пряжек.

Цистиды на пластинках у *Baeospora* - очень нежные и маленькие, различной изменчивой формы, всегда неинкрустированные (рис. 2 g). Может быть Метро (Métrod, 1949) прав, называя их только клетками, похожими на цистиды. У различных видов рода *Strobilurus*, зато, цистиды имеют определенную однообразную форму. У *S. tenacellus* цистиды на верхушке заостренные (рис. 2 f), у двух остальных видов - округленные. При этом, цистиды *S. esculentus* (рис. 2a) явно толстостенные (2-4 мк), бутыльчатые, довольно стройные, с грубо-кристальной инкрустацией (растворяющейся в  $\text{HCl}$  и  $\text{HNO}_3$ ) (Métrod, 1949), у *S. stephanocystis* (рис. 2c, d) - довольно тонкостенные (1-2 мк), в середине сильно вздутые, с мелко-кристальной инкрустацией (не растворяющейся в  $\text{HCl}$  и  $\text{HNO}_3$ ) (Métrod, 1949). На верхушке цистид *S. stephanocystis* образуется большая головка из радиально расположенных мелких кристаллов. Эта головка цистид легко может разлагаться при изготовлении препарата. У *S. stephanocystis* после разложения головки почти всегда на верхушке цистид остается венчик из радиально расположенных мелких кристал-

лов (рис. 2 а/). Еще необходимо отметить, что иногда среди типичных бутылчатых цистид у *S. esculentus* имеются одиночные короткие, сильно вздутые, но все-таки толстостенные цистиды (рис. 2 б/ и, наоборот, - среди цистид *S. stephanocystis* иногда можно встретить одиночные более стройные цистиды (рис. 2 в). Этот факт, а, кроме того, и некоторое общее сходство в форме цистид у *S. esculentus* и *S. stephanocystis*, несомненно, доказывает близкое филогенетическое родство между этими видами. Действительно, Зингер /Singer, 1943, 1951/ раньше и рассматривал *S. stephanocystis* как *S. esculentus* subsp. *pini*. *S. tenacellus* стоит филогенетически от обоих названных видов значительно дальше, поскольку форма его цистид совсем не похожа на форму цистид *S. esculentus* и *S. stephanocystis*. Особенно любопытно на основе этого же признака подчеркнуть филогенетическое различие между *S. tenacellus* и *S. stephanocystis*, тем более, что по макроскопическим признакам они практически не различаются, а, кроме того, растут обе на шишках сосны и очень часто вперемишку.

Интересные данные относительно окрашивания цистид приводит Метро /Métrod, 1949/. С хресиловым синим цистиды *B. lucosura* не окрашиваются, а цистиды видов рода *Strobilurus* приобретают красный цвет, при этом у *S. esculentus* и *S. stephanocystis* - ярко-красный, а у *S. tenacellus* - слабо-красный цвет. Эти данные в известной мере указывают на вышеприведенные филогенетические связи между видами „*Marasmius conigenus* комплекса”.

Все три вида *Strobilurus* отличаются и по расположению хейло- и плевроцистид. По этому признаку можно довольно надежно даже без микроскопического препарата определить вид. У *S. tenacellus* цистиды очень тесно расположены и далеко высовываются над гимением (почти до половины цистид, рис. 3 г) из-за чего пластинки внешне являются очень густо опушенными. У *S. esculentus* цистиды располагаются в гимении менее сгущенно и над гимением высовываются только шеи бу- тыльчатых цистид (рис. 3 h). Поэтому пластинки *S. esculentus* являются слабее опушенными. У *S. stephanocystis* цистиды располагаются на пластинках разбросанно и они погружены в гимении, оставляя на поверхности только большие инкрустиро- ванные головки (рис. 3 i), которые напоминают маленькие пес- чинки. Опытному исследователю этот признак бросается в гла- за уже под лупой, тем более под бинокулярным микроскопом (МБС). По этому же признаку можно довольно быстро и надежно отделить, например, вперемешку растущие виды *S. tenacellus* и *S. stephanocystis*.

Что касается спор видов *Strobilurus* то приводимые в литературе размеры хорошо совпадают (кроме данных Рикена и Гульдена), как видно из таблицы I. Самые большие споры как будто у *S. stephanocystis*, хотя различия довольно незначи- тельные. По нашим измерениям<sup>1)</sup> это так же, но различия бо-

---

<sup>1)</sup> При анализе микроскопических признаков всех видов „*Marasmius conigenus* комплекса“, кроме эстонского матери- ала, был использован и материал из Литвы, полученный от В. Урбонаса из Института ботаники Академии наук Литовской ССР.

Таблица I

Размеры спор в микрометрах видов *Strobilurus*  
по литературным данным

	<i>S. esculentus</i>	<i>S. stephanocystis</i>	<i>S. tenacellus</i>
Ricken, 1915	4-5x2-3	5-6x2-3	-
Bresadola, 1928	-	6-8x3-4	6-8x2,5-4
Lange, 1936	5-7x3-4	-	-
Kühner, Romagnesi, 1953	5-7(7,5)x2,7-4-(4,2)	6-8x3-4-(4,5	6-7,5x2,5-3,2-(3,5)
Michael, Hennig, 1964	5-7,5x2,7-4	6-8x3-4	6-7,5x2,5-3,5
Gulden, 1966	4,4-6,3x2,5-3,8	4,4-7,5x2,5-4	4,5-5,6x2-2,5
Moser, 1967	5,3-7x3-4	6-8x3-4	6-7,5x2,5-3,5

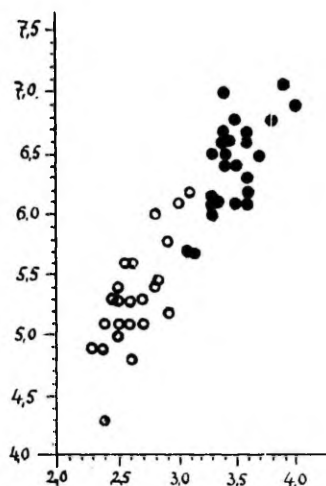


Рис. I. Сравнение размеров спор на базе арифметических средних у различных экземпляров *Strobilurus tenacellus* (○) и *S. stephanocystis* (●). На оси абсцисс - ширина спор, на оси ординат - длина спор в микрометрах.

лее очевидны:

(I)

*S. esculentus*      -(4,1)-4,3-6,0-(7,1)х 2,1-3,6-(4,5) мк

*S. stephanocystis* -(5,0)-5,2-7,9-(8,2)х(2,6)-2,8-4,3-(4,5) мк

*S. tenacellus*      -(4,1)-4,3-6,5-(7,3)х 2,2 -3,2-(3,7) мк

Эти данные в свою очередь подчеркивают разницу между внешне похожими *S. stephanocystis* и *S. tenacellus*, у кото-

рых особенно различается ширина спор, как отмечает и Гудден (Gulden, 1966). Эти различия становятся еще более ясными после вычисления арифметических средних размеров спор:

(2)

*S. stephanocystis*  $-(5,7)-6,0-6,8-(7,1) \times (3,1)-3,3-3,7-(4,0)$  мк

*S. tenacellus*  $-(4,3)-4,7-5,6-(6,2) \times 2,3-2,9-(3,1)$  мк

Арифметические средние размеров спор у различных экземпляров этих двух видов приведены на графике (рис. I).

#### Ключ для определения видов

- I. На шишках ели ..... 2
- На шишках сосны ..... 4
2. Шляпка колокольчато-коническая, бурая, серо-коричневая, 1-3 см. Пластинки беловатые или сероватые. Ножка одноцветна со шляпкой. С сильным щелочным запахом. Споры  $7-11 \times 4-5$  мк. Весной, в ельниках, редко.

#### *Mycena strobilicola* Favre et Kühn.

- Шляпка плоско-выпуклая. Без запаха ..... 3
3. Пластинки очень тесно расположенные. Споры мелкие, 2-4 мк длины, амилоидные. Кожица шляпки не гимениподобная. Гифы с пряжками. Шляпка маленькая, 1-1,5 см.

#### *Daospora myosura* (Fr.) Sing.

- Пластинки не тесно расположенные. Споры длиннее 4 мк, неамилоидные. Кожица шляпки гимениподобная. Гифы без пряжек. Шляпка больше, 1,5-3 см.

#### *Strobilurus oeculentus* (Fr.) Sing.



4. Пластины очень тесно расположенные. Споры мелкие, 2-4 мк длины, амилоидные. Кожица шляпки не гимениподобная. Гифы с пряжками. Только осенью.

Baeospora myosura (Fr.) Sing.

- Пластины не тесно расположенные. Споры длиннее 4 мк, неамилоидные. Кожица шляпки гимениподобная. Гифы без пряжек. Весной, исключительно до августа ..... 5
5. Цистиды заостренные. Споры в профиле слегка изогнутые.

Strobilurus tenacellus (Fr.) Sing.

- Цистиды на вершине широко округленные. Споры в профиле прямые.

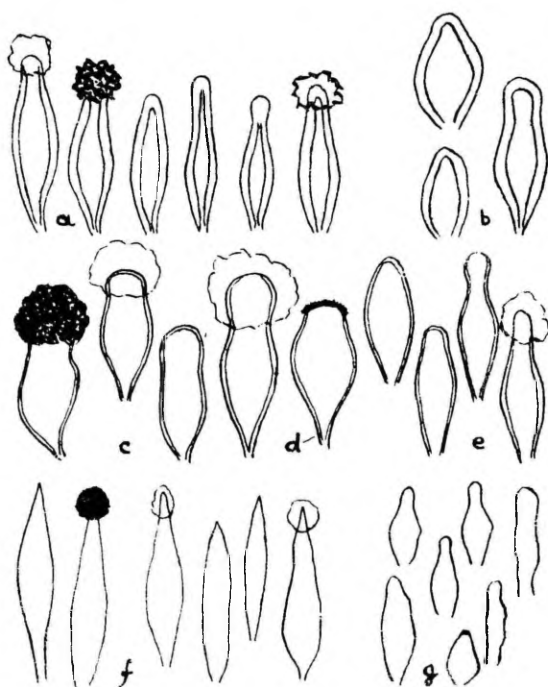
Strobilurus stephanocystis (Kühn. et Romagn. ex Hora) Sing.

Baeospora myosura (Fr.) Sing., Rev. Mycol. 3 : 187 (1938 b);

Syn.: *Collybia myosura* (Fr.) Quél.; *Marasmius myosurus* (Fr.) Karst.; *Mycena myosura* (Fr.) Kühn.; *Collybia strobilina* Velen.; *Collybia friesii* Bres.; *Collybia conigena* (Fr.) Kumm. s. Fr., Kühn. et Romagn., J. Lange non Bres., Rick. nec *Marasmius conigenus* (Fr.) Karst. s. Pat., Favre;

Icon.: Bres. 214<sup>2</sup>; KM 206<sup>2</sup>; L 44 C; R 109<sup>4</sup>; Favre (1939), fig. 1; Gulden (1966), fig. 3 F-J.

Шляпка I-I,5-(2) см, плоско-выпуклая, в ювенильной стадии полностью, затем только по краям беловато-войлочной,



**Рис. 2.** Цистиды: *Strobilurus oesulentus* (а - типичные, б - нетипичные), *S. stephanocystis* (с, d - типичные, d - с венчиком из радиально расположенных кристаллов, е - нетипичные), *S. tenacellus* (f), *Basidioglyphus* (g). Увеличение 600х.

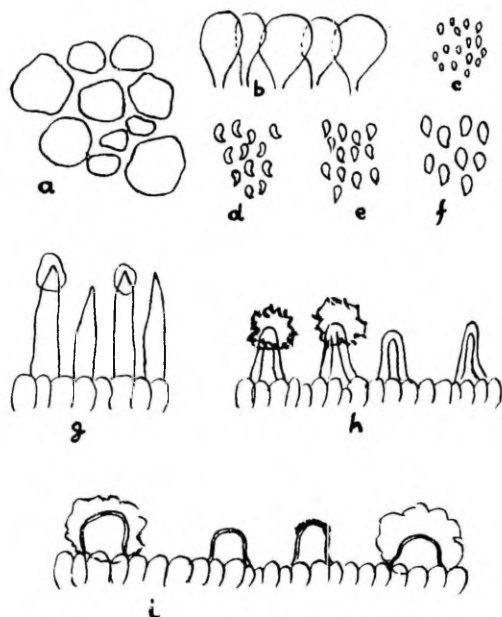


Рис. 3. *Strobilurus esculentus*: гимениподобная кожица - вид с поверхности (а), вид сбоку (b), споры (e), расположение цистид в гимении (h). *S. stephanocystis*: споры (f), расположение цистид в гимении (i). *S. tenacellus* : споры (d), расположение цистид в гимении (g). *Vaeospora thuyae*: споры (c). Увеличение 600х.

опушенная, прозрачно-водянистая, тесно- и нежно-подосатая, обычно светло- и серо-коричневая, реже красно- или желто-коричневая, по краю всегда светлее. Пластинки очень частые, прикрепленные к ножке или почти свободные, белые или беловатые с желтым или сероватым оттенком. Ножка 1,5-5x0,1-0,2 см, глубоко укореняющаяся, на всем протяжении тесно войлочно-опушенная, серо- или желто-коричневая, в верхней части светлее. Мякоть бледная, неедкая. Споры 2-4-(4,5)x1,2-3 мк, эллипсоидные или почти цилиндрические, амилоидные (рис. 3с). Цистиды 22-40x5-10 мк, изменчивой формы, обычно бутыльчатые, широко-конические или почти цилиндрические, на вершуске слегка округленные, головчатые или тупо-заостренные, нежные, тонкостенные, обильно по краю пластинок (рис. 2 г).

В хвойных и в смешанных лесах, на погруженных в землю шишках ели и сосны, осенью (VIII-XII, рис. 4а), довольно часто, но малочисленно, всегда единичными экземплярами на одной и той же шишке. Практически неважен.

Strobilurus esculentus (Fr.) Sing., *Persoonia* 2 (3):  
: 409 (1962 b);

Syn.: *Collybia esculenta* (Fr.) Kumm. s. auct. non Bres., Rick.; *Marasmius esculentus* (Fr.) Karst. s. auct. non Rea; *Pseudohiatula esculenta* (Fr.) Sing.; *Marasmius esculentus* subsp. *typicus* Sing.; *Marasmius esculentus* subsp. *piceae* Sing.; *Marasmius conigenus* subsp. *esculentus* (Fr.) Favre; *Marasmius esculentus* subsp. *esculentus* (Fr.) Reid; *Pseudohiatula conigena*

*var. esculenta* (Fr.) Moser; *Collybia conigera* (Fr.) Kumm. s. Rick. non Fr., Bres., Kühn. et Romagn.; *Collybia tenacella* (Fr.) Kumm. s. J. Lange p. p., Pilát p. p., Konr. et Maubl. p.p.non al.; *Pseudohiatula tenacella* (Fr.) Métz. s. Tuomikoski; Icon: L 44 F; Ri 109<sup>3</sup>; MH III 146; Pavre (1939), fig. 4; Reid (1954), fig. 3; Gulden (1966), fig. 2 A-F; Moser (1967), fig. 223.

Шляпка 1,5-2,5-(3) см, плоско-выпуклая, редко слегка широко-коническая, прозрачно-водянистая, коротко-нежно-полосатая, с бугорком или без него, по окраске очень изменчива: обычно серо- и темно-коричневая, иногда до черно-коричневой, но и коричнево-серая до почти серой, серо-желто-коричневая, темно-красно-коричневая, даже до почти белой. Пластинки прикрепленные к ножке, довольно частые, бедные, беловатые или сероватые. Ножка (1,5)-2-4x0,1-0,3 см, глубоко укореняющаяся, на вершшке расширенная и коротко-густоопушенная, в середине голая или редко-опушенная, к основанию мохнато-войлочная, ярче и светлее шляпки: наверху белая или беловатая, книзу коричнево-желтая, а также бледно-, желто- или серо-коричневая. Мякоть беловатая, неедкая. Споры (4,1)-4,3-6,0-(7,1)x2,1-3,6-(4,5) мк, подобные на семена яблони, почти эллипсоидные (рис. 3е). Хейло- и плевроцистиды 43-65x10-17 мк, довольно стройные, бутыльчатые, веретеновидные, ланцетовидные, на вершшке округленные, часто слегка головчатые, заметно толстостенные (1,5)-2 мк, далеко высовываются над гимением, многочисленные, обычно

инкрустированные, с довольно большой грубо-кристалльной головкой (рис. 2а).

В елово-хвойных и в елово-смешанных лесах, на погруженных в землю шишках ели, от поздней осени до весны (X-VI, исключительно VIII, рис. 4b), встречается очень часто и многочисленно, иногда десятки экземпляров на одной и той же шишке, весной местами обильно. Съедобен.

Выделена разновидность - *var. griseus* [Schaeff.] Métrod., шляпка которой имеет серую или коричнево-серую окраску. Метро (Métrod, 1949) описывает ее как особый вид *Marasmius griseus* [Schaeff.] Métrod, имеющий микроскопически очевидные и специфические отличия от *M. esculentus*, а именно: цистиды - почти цилиндрические, длиннее (50-75x10-15 мк), очень слабо инкрустированные (кристаллы разбросаны и не образуют головку), тонкостенные, с хресиловым синим не окрашиваются; споры - меньше (4,5-5x2,5-3 мк). Тот же вид, в смысле Метро, описан и Пилатом (Pilát, 1951) в роде *Collybia* (*C. grisea* [Schaeff.] Pilát). В литературе мало данных об этом таксоне. Из Эстонии пока не известен материал, который по микроскопическим признакам был бы идентичен с *Marasmius griseus* в. Métrod. Найдены, конечно, экземпляры с преобладанием серого цвета, но выделение разновидности единственно по серой окраске, как, например, и у Мозера (Moser, 1955, 1967), кажется недостаточно обоснованным. Вопрос требует дальнейших исследований.

Кроме того, у *S. esculentus* выделена и форма - *f. minor* J. Lange (Lange, 1936) с небольшой шляпкой (0,5-0,7 см)

и с нитевидной ножкой (0,6 мм). Гриб растет, по Ланге, на шишках *Picea alba*. В Эстонии не известен.

*Strobilurus stephanocystis* (Kühn. et Romagn. ex Hora) Sing., *Persoonia* 2 (3) : 409 (1962b);

Syn.: *Pseudohiatula stephanocystis* Kühn. et Romagn. ex Hora; *Marasmius esculentus* subsp. *pini* Sing.; *Pseudohiatula esculenta* subsp. *pini* (Sing.) Sing.; *Marasmius conigenus* (Fr.) Karst. s. Pat., Favre non Bres. nec. *Collybia conigena* (Fr.) Kumm. s. Fr., Kühn. et Romagn.; *Pseudohiatula conigena* (Fr.) Moser s. Moser, Michael et Hennig; *Strobilurus conigenus* (Fr.) Gulden s. Gulden; *Collybia esculenta* (Fr.) Kumm. s. Bres., Rick. non al.; *Marasmius esculentus* (Fr.) Karst. s. Rea non al.; *Pseudohiatula esculenta* (Fr.) Sing. s. Tuomikoski; *Collybia tenacella* (Fr.) Kumm. n. Pilát p. p., Konr. et Maubl. p. p. non al.;  
Icon.: Bres 210<sup>1</sup>; Ri 109<sup>1</sup>; MH III 147; Favre (1939) fig. 2; Reid (1954), fig. 2; Gulden (1966), fig. 2 G-K; Moser (1967), fig. 347.

Шляпка (0,5)-I-I,5-(2,5) см, плоско-выпуклая, иногда прозрачно-водянистая, обычно не полосатая, редко слабо полосатая, иногда с плоским бугорком, обычно желто-, охряно-, беловато- или светло-коричневая, редко серо- или красно-коричневая, в ювенильной стадии бывает почти белая. Пластинки прикрепленные к ножке, в начале белые, затем беловатые с сероватым или желтоватым оттенком. Ножка 2,5-6x0,1-0,2 см,

глубоко укореняющаяся, на верхушке слабо опушенная, в середине совсем или почти голая, к основанию мохнато-войлочная, ярче и светлее шляпки: в верхней части белая, книзу коричнево-желтая или желто-коричневая. Мякоть бледная, неедкая или иногда слабс едкая. Споры (5,0)-5,2-7,9-(8,2)x(2,6)-2,8-4,3-(4,5) мк, арифметическая средняя (5,7)-6,0-6,8-(7,1)x(3,1)-3,3-3,7-(4,0) мк, почти эллипсоидные (рис. 3г). Хейло- и плевростиды 40-65x13-20 мк, приземистые, вздутые, на верхушке широко-вздуто-головчатые, иногда почти булабовидные, довольно тонкостенные I-2-(3) мк, глубоко погруженные в гимении, разбросанные, обычно инкрустированные, с очень большой мелко-кристальной головкой (рис. 2с, d).

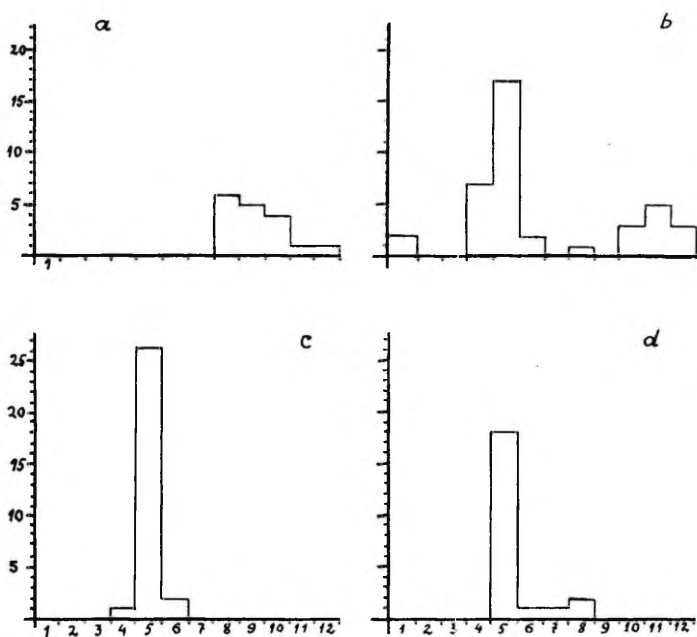
В сосновых и в сосново-смешанных лесах, особенно в песчаных и альварных лесах, весной (IV-VI, рис. 4с), на погруженных в землю шишках сосны, очень часто и довольно многочисленно, но единично на одной и той же шишке, во многих случаях вместе с *S. tenacellus*. Практически неважен.

*Strobilurus tenacellus* (Fr.) Sing., Persoonia 2 (3) :  
: 409 (1962b);

Сyn.: *Collybia tenacella* (Fr.) Kumm. s. auct. non J. Lange p. p., Pilát p. p., Konr. et Maubl. p. p.; *Marasmius tenacellus* (Fr.) Favre; *Pseudohiatula tenacella* (Fr.) Métz.; *Pseudohiatula favrei* Tuomikoski; *Collybia conigena* (Fr.) Kumm. s. Bres. non al.;

Icon.: Bres. 210<sup>2</sup>; MH III 148; Favre (1939), fig. 3; Reid (1954), fig. 5; Gulden (1966), fig. 3 A-E; Moser





**Рис. 4.** Сезонное появление плодовых тел:  
*Baecospora myosura* (a), *Strobilurus esculentus* (b),  
*Strobilurus stephanocystis* (c),  
*Strobilurus tenacellus* (d).  
 На оси абсцисс - месяцы, на оси ординат - число на-  
 ходок.

(1967), fig. 346.

Шляпка I-I,5-(2,5) см, плоско-выпуклая, прозрачно-воднистая, слабо полосатая, иногда с маленьким плоским бугорком, обычно серо-коричневая или коричнево-серая, реже бледно-серовато-желтая или серовато-бежевая. Пластинки прикреплённые к ножке, довольно широкие, сначала белые, потом беловатые с желтоватым или сероватым оттенком. Ножка 2,5-6хх0,1-0,2 см, глубоко укореняющаяся, на вершшке заметно густо опушенная, в середине слабо опушенная, к основанию мхнато-войлочная, ярче и светлее шляпки: в верхней части белая, книзу коричнево-, охряно-желтая или охряно-коричневая. Мякоть бледная, по вкусу едкая или неедкая. Споры (4,1)-4,3-6,5-(6,9)х2,2-3,2-(3,7) мк, арифметическая средняя (4,3)-4,7-5,6-(6,2)х2,3-2,9-(3,1) мк, каплевидные или почти цилиндрические, в профиле слегка изогнутые (рис. 3а). Хейло- и плевростиды 43-65-(70)х8,5-12 мк, довольно стройные, реже слегка вздутые, ланцетовидные, на вершшке заостренные, очень тонкостенные, далеко высовываются над гимением, обильные, обычно инкрустированные, с маленькой мелкокристалльной головкой (рис. 2г).

В сосновых и в сосново-смешанных лесах, особенно в песчаных и в альварных лесах, на погруженных в землю шишках сосны, поздней весной (V-VI, исключительно VII-VIII, рис. 4а), часто и довольно многочисленно, но единично на одной и той же шишке, во многих случаях вместе с *S. stephanocystis*. Практически неважен.

## И И Т Е Р А Т У Р А

- Bohus, G., Kalmar, Z., 1961. Erdő-mező gombai. Budapest.
- Bresséola, J., 1928. Iconographia Mycologica, 5. Mediolani.
- Dennis, R.W.G., Orton, P.D., Hora, F.B., 1960. New Check List of British Agarics and Boleti. Suppl. Trans. Brit. Myc. Soc., June 1969.
- Dittrich, G., 1935. Über zapfenbewohnenden Collybien. Beitr. Biol. Pflanzen, 23.
- Favre, J., 1939. Les champignons collybioides des cônes des essences résineuses. Schweiz. Zeitschr. Pilzk., 17.
- Fries, E., 1821. Systema Mycologicum, 1. Gryphiswaldiae.
- Gulden, G., 1966. Cone-inhabiting Agarics, with Special Reference to Norwegian Material, Nytt Mag. Bot., 13.
- Hora, F.B., 1960. New Check List of British Agarics and Boleti IV. Trans. Brit. Myc. Soc., 43.
- Konrad, P., Maublanc, A., 1936. Icones Selectae Fungorum, 3. Paris.
- Kühner, R., Romagnesi, H., 1953. Flore analytique des Champignons supérieurs (Agarics, Bolets, Chanterelles). Paris.
- Lange, J., 1936. Flora Agaricina Danica, 2. Copenhagen.
- Métrod, G., 1949. Coloration des cystidies par le bleu de créosyl. Marasmes conigènes. Rev. Myc., 14, 2.
- Michael, E., Hennig, B., 1964. Handbuch für Pilzfreunde, 3. Jena.
- Moser, M., 1955. Kletter- und Bauchpilze. 2. Aufl. Birkbe:

- Gams, H. Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa, 2b. Stuttgart.
- Moser, M., 1967. Die Röhrlinge und Blätterpilze. 3. Aufl.
- Gams, H. Kleine Kryptogamenflora von Mitteleuropa, 2b, 2. Stuttgart.
- Pearson, A., Dennis, R.W.G., 1948. Revised List of British Agarics and Boleti. Trans. Brit. Myc. Soc., 31.
- Pilát, A., 1951. Klič k určování našich hub hřihovitých a bedlovitých. Brazda.
- Přihoda, A., Zejbrlík, O., 1964. Houby. Praha.
- Reid, D.A., 1954. The Marasmius "Conigenus" Complex in Britain. Kew Bull.
- Ricken, A., 1915. Die Blätterpilze (Agaricaceae) Deutschlands und der angrenzenden Landes, besonders Oesterreichs und der Schweiz, 1-2. Leipzig.
- Singer, R., 1936. Studien zur Systematik der Basidiomyceten. Beih. Bot. Centralbl., 56, B.
- Singer, R., 1938a. De nonnullis Basidiomycetibus. Not. Syst. Sect. Cryptog. Inst. Bot. Acad. Sc. U.S.S.R., 10-12.
- Singer, R., 1938b. Notes sur le quelques basidiomycetes. Rev. Myc., 3.
- Singer, R., 1951. The Agaricales (Mushrooms) in Modern Taxonomy. Lilloa, 22.
- Singer, R., 1962a. The Agaricales in Modern Taxonomy. Sec. ed. Weinheim.
- Singer, R., 1962b. New Genera of Fungi VIII. Pers., 2, 3.
- Seda, Z., 1958. Penizovka smrková (Collybia conigena Pers.) v

jeskyních Moravského krasu. Mykol. sborn.,34,3-6.

Tuomikoski, R., 1953. Notes on Finnish Agaricales II. Con-  
dwelling Agarics. Karstenia,2.

ON THE TAXONOMY AND DISTRI-  
BUTION OF THE GENERA STRO-  
BILURUS SING. AND BAEOSPORA  
SING. IN ESTONIA

K. Kalamees

S u m m a r y

Many conflicting data may be found in the literature on the four species of the "Marasmius conigenus complex" comprising *Strobilurus esculentus* (Fr.) Sing., *S. stephanocystis* (Kühn. et Romagn. ex Hora) Sing., *S. tenacellus* (Fr.) Sing. and *Baeospora myosura* (Fr.) Sing. Great confusion obtains in the nomenclature of these species. This started with a report by E. Fries on the species *Agaricus conigenus* (Fries, 1821). This name has repeatedly been used by various investigators in the sense of each of the four species under discussion. Singer (1962b) points out that it is difficult to establish which of these species really is identical with *A. conigenus* Fr. Still, several mycologists have justly arrived at the conclusion that *A. conigenus* Fr. = *A. myosurus* Fr. (Lange, 1936; Pearson and Dennis, 1948; Küh-

ner and Romagnesi, 1953; Tuomikoski, 1953; Dennis, Orton and Hora, 1960). To be sure, if one compares these two species with each other on the basis of original descriptions (Fries, 1821, p. 132), it is easy to satisfy oneself that their descriptions practically coincide. A note from Fries is worth pointing out according to which the lamellae of *A. conigenus* are very crowded (Lam.perangustae, confertae), which is known to be a characteristic feature of *Baeospora myosura*. The unfelicitous use of the epithet "conigenus" has led us to accept as true epithets the designations "myosurus" used by E. Fries and "stephanocystis" - a new term introduced by Kühner and Romagnesi (1953) as "nomen nudum" and with a Latin diagnosis by F.B. Hora (1960).

When trying to differentiate the species of the "Marasmius conigenus complex", the microscopic characteristics are of primary importance (Singer, 1962a, 1962b; Moser, 1967; Reid, 1954; Métrod, 1949). Particularly striking are the differences in the shape and properties of the cystidia.

The cystidia of *Baeospora myosura* (if one may call them so; see also Métrod, 1949) are very tender, thin-walled, small, invariably non-incrusted, having a differing variable shape (Fig. 2g). The cystidia of *Strobilurus tenacellus* have long pointed apices, are lancet-like, rather slim, thin-walled, with fine-crystal incrustations and a small crystal head (Fig. 2f). In the other two species the apices of the cystidia are rounded. At the same time, the cystidia of *S. esculentus* are strikingly thick-walled (2-4

$\mu\text{m}$ ), rather slim, fusiform, with thick-crystal incrustations and a comparatively large crystal head (Fig. 2a); the cystidia of *S. stephanocystis*, however, are rather thin-walled ( $1-2\ \mu\text{m}$ ), thickest, strongly swollen, with fine-crystal radially arranged incrustation and a very large crystal head (Fig. 2c). In addition, the cystidia of *S. tenacellus* are located on the lamellae extraordinarily densely, almost halfway protruding from the hymenium (Fig. 3g); those of *S. esculentus* are somewhat more sparsely located, with only protruding neck parts of the cystidia (Fig. 3h), whereas the cystidia of *S. stephanocystis* are located scattered about and are embedded in the hymenium up to the crystal head (Fig. 3i). With sufficient experience these characteristics are visible already under the magnifier, not to speak of a binocular microscope, and reveal themselves as follows: the lamellae of *S. tenacellus* look densely thin-hispid, those of *S. esculentus* are somewhat more sparsely and strongly hispid, while those of *S. stephanocystis* appear as if they were overstrewn with fine sandgrains (large crystal heads).

As regards the spores (Fig. 3c-f), *Baeospora myosura* differs from the *Strobilurus* species by amyloid tiny spores (up to  $4\ \mu\text{m}$  long). According to the data found in the literature (cf. Table 1), of the spores of the *Strobilurus* species those of the *S. stephanocystis* appear to be minimally larger than those of the other species. Our measurements confirm that fact by showing a more explicit difference,

particularly when arithmetic means are used. The limiting values of the spores have been compared (1) without calculating the arithmetic means, and (2) on the basis of the arithmetic means (see p. 348). The arithmetic means of a number of specimens have been compared in the graph (Fig. 1) (width of the spores has been plotted on the abscissa, length of the spores - on the ordinate). In addition, it must be pointed out that the spores of *S. tenacellus* differ from the spores of the other species in shape by being slightly curved (Fig. 3d).

With respect to macroscopic characteristics all the species of the "*Marasmius conigenus* complex" are similar to each other. The colours of all of these species vary equally in grey, brown and yellow tones within wide limits. It may be noted that in typical cases *S. stephanocystis* has a yellower or more ochreous appearance, the other species being more greyish in colour. *Baeospora myosura* differs from the others by a very dense arrangement of the lamellae. *S. esculentus*, besides being somewhat darker in colour, is also a little fleshier and larger than the other species of the complex. In addition, both *S. tenacellus* and *S. esculentus* have a stipe whose tip is densely hairy with caulocystidia white while that of *S. stephanocystis* is only slightly hairy.

Knowledge of the cone on which a given species grows and of its time of growth give good clues to the differentiation of the species under study. *S. esculentus* grows



from late autumn to spring only on spruce cones, *S. tenacellus* and *S. stephanocystis* grow in spring and merely on pine cones, whereas *Baeospora myosura* grows on spruce cones and on pine cones, too, and only in autumn based on Estonian material (Fig. 4a-d; the month of the years has been plotted on the abscissa, the number of findings - on the ordinate). The previous students beginning from Fries (1821) have given somewhat divergent data on the seasonal occurrence of the species mentioned above. Tuomikoski (1953) has replaced the autumn species *Agaricus tenacellus* Fr. by the new species *Pseudohiatula favrei* occurring in Finland only in the spring. Such a concept is, however, unacceptable since the delimitation of a species in a basis of seasonal occurrence only has no sufficient basis, as Singer (1962b) and Gulden (1966) also state. The seasonal occurrence of the species of "*Marasmius conigenus* complex" seems to be connected with the geographical distribution.

On the basis of our materials, bitter taste cannot be regarded as an analytic characteristic of these species, as several authors do. By far not all fruit bodies of *S. tenacellus* have a bitter taste, and conversely, *S. stephanocystis* also has a few specimens with a bitter taste. Moser (1967), too, has pointed out the instability of this characteristic.

In the case of *S. esculentus* a variety of grey colour - var. *griseus* [Schaeff.] Métrod - has been distinguished. On the basis of specific microscopic characteristics, Métrod

goes even so far as to distinguish a separate species - *Marasmius griseus* [Schaeff.] Métrod. True, specimens with predominant greyish colour can be found among our materials collected in Estonia; however, these do not have the microscopic characteristics mentioned by Métrod, at least not in explicit form. We cannot consider the discrimination of a variety merely on the basis of its grey colour [like Mosser does it, (1967)] sufficiently justified.

Of the four species under discussion, *S. stephanocystis* and *S. tenacellus* are undoubtedly the most difficult to differentiate, particularly because they frequently grow in confusion at one and the same place. However, recalling the microscopic characteristics, especially the shape and properties of the cystidia, it is quite evident that phylogenetically *S. tenacellus* is much farther apart from *S. stephanocystis*, and also *S. esculentus* than the latter between themselves. Among the cystidia of the species *S. stephanocystis* and *S. esculentus*, there occur transition cases (Fig. 2b,e), yet the cystidia of *S. tenacellus* specifically differ from those of the latter ones (Fig. 2f). Métrod (1949) presents interesting data on the staining of cystidia with chrysyl blue (those of *S. tenacellus* are stained slightly red, those of the other two species - dark-red). Those data seem to confirm the standpoint on phylogenetic relations of the species studied. Singer (1943, 1951), too, has treated *S. stephanocystis* as a subspecies of *S. esculentus* (subsp. *pini* Sing.).

All the four species constituting the "Marasmius conigenus complex" can also frequently be found in Estonia. *Baeospora myosura* occurs in very small numbers, all the others, particularly *S. esculentus*, are found in great numbers. The last-mentioned species is characterised by the rise of tens of fruit-bodies on one and the same cone, whereas on the other species there usually arises one fruit-body, only seldom a few. *S. esculentus* is of interest also as an edible mushroom, particularly because of its occurrence in early spring.

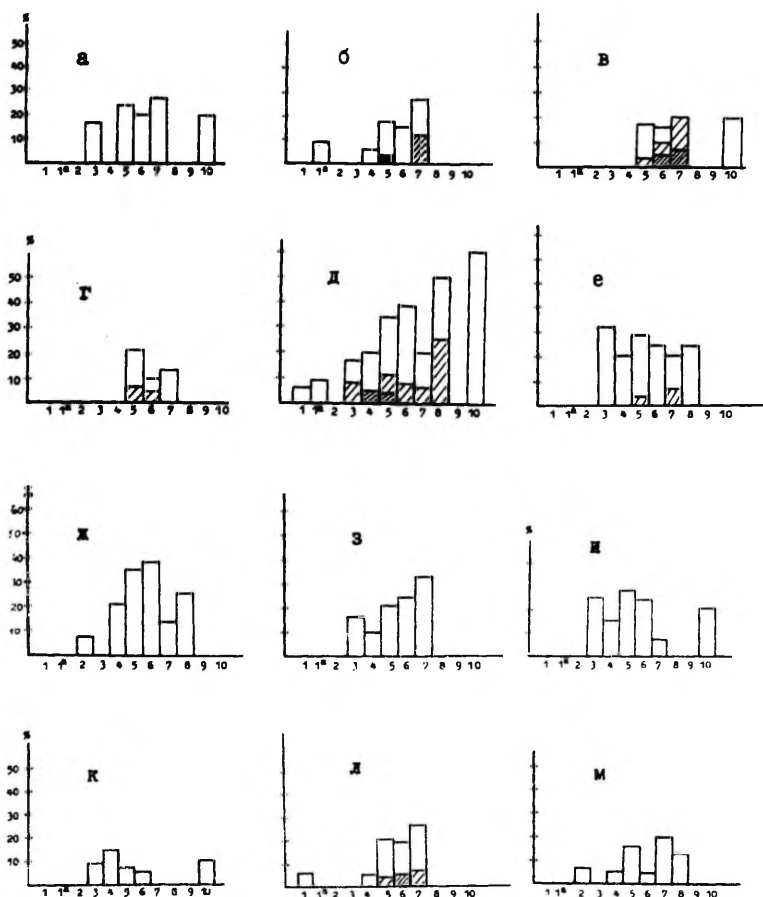


Рис. 19 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  / кальцифилы/.

а - *Melosira varians* Ag., б - *Cyclotella meneghiniana* Thwait., в - *Attheya zachariasii* Brun, г - *Rhizosolenia longiseta* Zacharias, д - *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Kuetz., е - *Gyrodura parasitica* (W.Sm.) Hust., ж - *Achnanthes clevei* Grun., з - *A. conspicua* A. Mayer, и - *Eucocconeis flexella* Kuetz., к - *Navicula halophila* (Grun.) Cl., л - *N. scutelloides* W.Sm., м - *Rhizosolenia curvata* (Kuetz.) Grun.

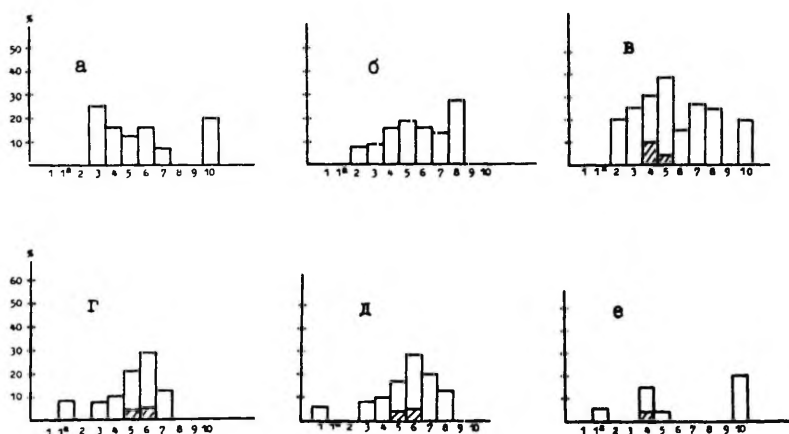


Рис. 20 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{HCO}_3^-$  /кальцифилы/.

а - *Coloneis silicula* (Ehr.) Cl., б - *Amphiprora ornata* Bail., в - *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Muell., г - *Cymbella leptoceros* (Ehr.) Grun., д - *Surirella biseriata* Bréb., е - *Campylo-discus clypeus* Ehr.

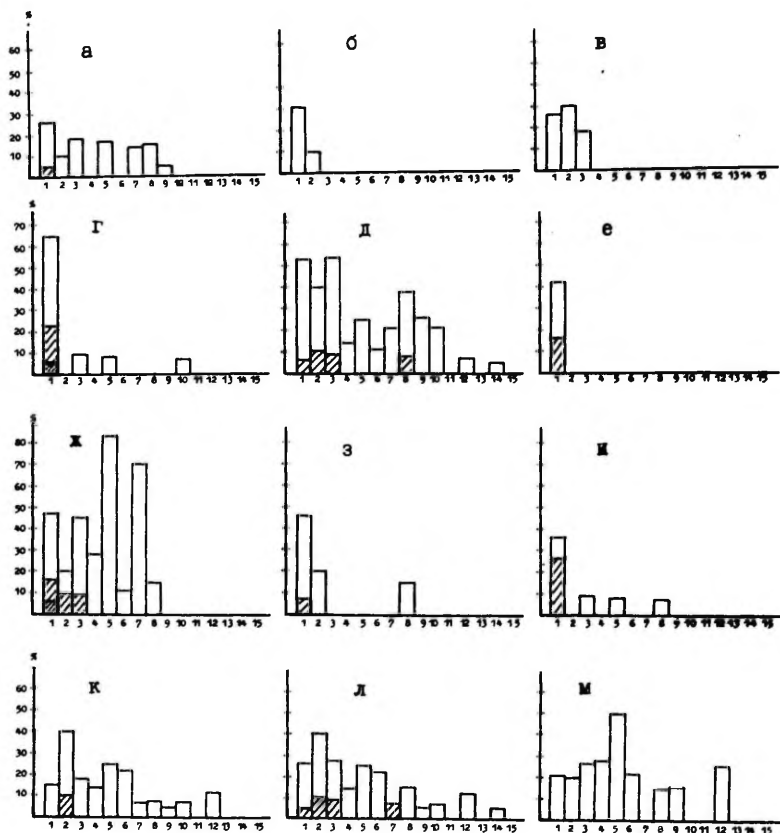


Рис. 21 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $\text{Ca}^{++}$  /кальций/ и виды с оптимальным развитием при низком содержании  $\text{Ca}^{++}$ .

а - *Melosira distans* (Ehr.) Kuetz., б - *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun., в - *Eunotia alpina* (Naeg.) Hust., г - *E. exigua* (Bréb.) Rabenh., д - *E. lunaris* (Ehr.) Grun., е - *E. robusta* Ralfs, ж - *E. veneris* (Kuetz.) O. Muell., з - *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D.T. var. *rhomboides*, и - *F. rhomboides* var. *saxonica* (Rabenh.) D.T., к - *Stauroneis anceps* Ehr., л - *S. phoenicenteron* Ehr., м - *Navicula cuspidata* Kuetz.

Группы  $\text{Ca}^{++}$ : I - 0-4,9 мг/л, II - 5,0-9,9 мг/л, III - 10,0-14,9 мг/л, IV - 15,0-19,9 мг/л, V - 20,0-24,9 мг/л, VI - 25,0-29,9 мг/л, VII - 30,0-34,9 мг/л, VIII - 35,0-39,9 мг/л, IX - 40,0-44,9 мг/л, X - 45,0-49,9 мг/л, XI - 50,0-54,9 мг/л, XII - 55,0-59,9 мг/л, XIII - 60,0-64,9 мг/л, XIV - 65,0-69,9 мг/л, XV - 70,0-78,6 мг/л.

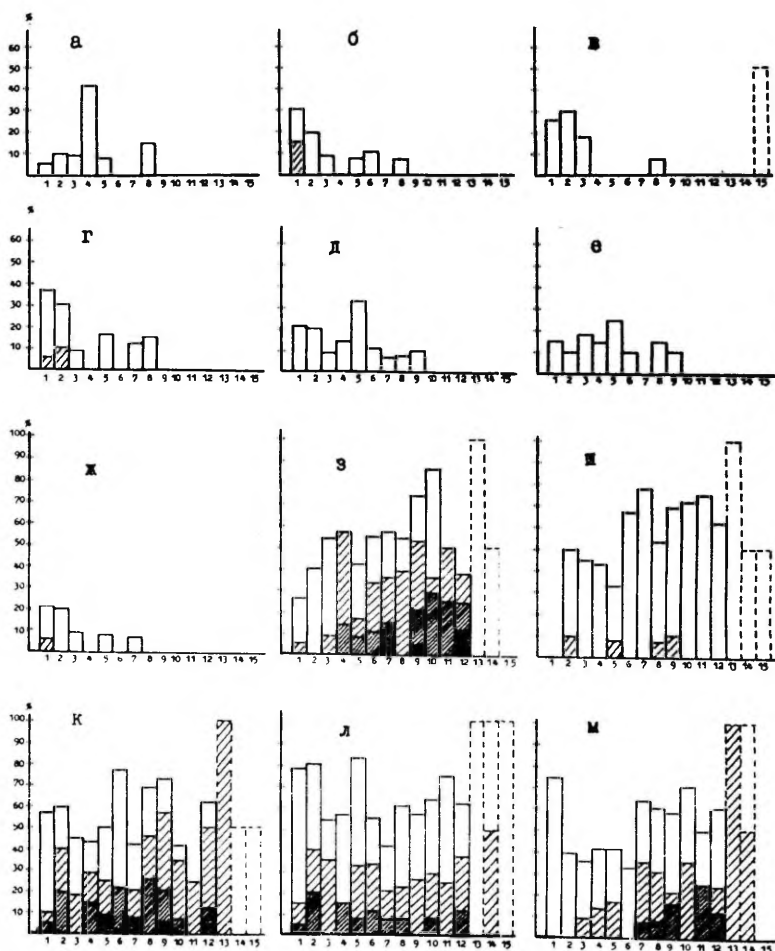


Рис. 22 - экологические амплитуды видов диатомей в отношении  $Ca^{++}$  / виды с оптимальным развитием при низком содержании  $Ca^{++}$  и индифференты/.

а - *Navicula pseudoscutiformis* Hunt., б - *N. subtilissima* Cl., в - *Pinnularia gibba* Ehr., г - *P. interrupta* W.Sm., д - *P. major* (Kuetz.) Cl., е - *P. mesolepta* (Ehr.) W.Sm., ж - *Cymbella hebridica* (Grag.) Grun., з - *Melosira ambigua* (Grun.) O.Muell., и - *Cyclotella comta* (Ehr.) Kuetz., к - *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz., л - *T. flocculosa* (Roth.) Kuetz., м - *Fragilaria capucina* Desm.

# СОДЕРЖАНИЕ. CONTENTS

<u>Трасс</u> X. X. Элементы и развитие лишенофлоры Эстонии	5
<u>Trass</u> H. The Elements and Development of the Lichen- Flora of Estonia (Summary) .....	222
<u>Нильсон</u> Э. М. О хемотаксономии некоторых видов ро- да Cetraria .....	235
<u>Nilson</u> , Eva. On the Chemotaxonomy of some Species of Cetraria (Summary) .....	249
<u>Нильсон</u> Э. М. Некоторые замечания о Pseudevernia ..	250
<u>Nilson</u> , Eva. Some Notes on Pseudevernia (Summary) ..	264
<u>Сымермаа</u> А.-Л. А. Лишайники-эпифиты основных типов леса Эстонии .....	265
<u>Symermaa</u> , Anne-Liis. Epiphytic Lichens found in Main Forest Types of Estonia (Summary) .....	297
<u>Тоом</u> Я. В. Новый принцип селекции водорослей ....	298
<u>Toom</u> J. New Principle for the Selection of Algae (Summary) .....	306
<u>Тоом</u> Я. В. Стено- и эврисапробные водоросли .....	308



<u>Тоом</u> J. Steno- and Eury saprobic Algae (Summary) ...	313
<u>Тоом-Мянник</u> М. В. Критерии отбора штаммов хлореллы для массовых культур .....	314
<u>Тоом-Мянник</u> , Maie. Criteria on Selecting Chlorella Strains for Mass Culture (Summary) .....	323
<u>Тоом-Мянник</u> М. В. О влиянии концентрации питательной среды на рост хлореллы .....	324
<u>Тоом-Мянник</u> , Maie. On the Effect of the Concentration of the Nutrient Medium upon the Growth Rate of Chlorella (Summary) .....	336
<u>Порк</u> М. И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии .....	338
<u>Fork</u> , Maie. On the Ecology of Diatoms in Estonian Lakes (Summary) .....	351
<u>Куук</u> Э. Г. О морфологической изменчивости <i>Scenedes-</i> <i>mus acutus</i> Meyen. ....	353
<u>Kukk</u> , E. On the Morphological Variability of <i>Scene-</i> <i>desmus acutus</i> Meyen. (Summary) .....	363
<u>Raitviir</u> A. Once more on <i>Neogyromitra caroliniana</i> ..	364
<u>Райтвийр</u> А. Еще раз о <i>Neogyromitra caroliniana</i> /Резюме/ .....	373
<u>Каламээс</u> К. А. К систематике и распространению ви- дов <i>Strobilurus</i> и <i>Baeospora</i> в Эстонии ...	374
<u>Kalamees</u> K. On the Taxonomy and Distribution of the Genera <i>Strobilurus</i> Sing. and <i>Baeospora</i> Sing. in Estonia (Summary) .....	398